

SÉRIE A N° 341

N° D'ORDRE

1004.

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Ed. GRIFFON

Professeur à l'École d'Agriculture du Chesnoy.

1^{re} THÈSE. — L'ASSIMILATION CHLOROPHYLLIENNE ET LA COLORATION
DES PLANTES.

2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le ²⁷ Juin 1899 devant la Commission d'examen

MM. BONNIER	<i>Président.</i>
MUNIER-CHALMAS.....	} <i>Examineurs.</i>
J. CHATIN.....	

PARIS

MASSON ET C^{ie}, ÉDITEURS

LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE

120, boulevard Saint-Germain, en face de l'École de Médecine

1899

SÉRIE A N° 341

N° D'ORDRE

1004.

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Ed. GRIFFON

Professeur à l'École d'Agriculture du Chesnoy.

1^{re} THÈSE. — L'ASSIMILATION CHLOROPHYLLIENNE ET LA COLORATION
DES PLANTES.

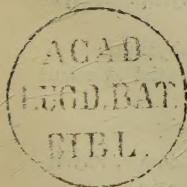
2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le **27** Juin 1899 devant la Commission d'examen

MM. BONNIER *Président.*

MUNIER-CHALMAS..... } *Examineurs.*

J. CHATIN..... }



PARIS

MASSON ET C^{ie}, ÉDITEURS

LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE

420, boulevard Saint-Germain, en face de l'École de Médecine

1899

UNIVERSITÉ DE PARIS

FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

MM.

Doyen.....	DARBŒUX, <i>Professeur</i> . Géométrie supérieure.
Professeur honoraire...	CH. HERMITE.
	DE LACAZE-DUTHIERS. Zoologie, Anatomie, Physiologie comparée.
	TROOST..... Chimie.
	LIPPMANN..... Physique.
	HAUTEFEUILLE..... Minéralogie.
	BOUTY..... Physique.
	APPELL..... Mécanique rationnelle.
	DUCLAUX..... Chimie biologique.
	BOUSSINESQ..... Physique mathématique et Calcul des probabilités.
	PICARD..... Analyse supérieure et Algèbre supérieure.
	H. POINCARÉ..... Astronomie mathématique et Mécanique céleste.
Professeurs.....	Y. DELAGE..... Zoologie, Anatomie, Physiologie comparée.
	Gaston BONNIER..... Botanique.
	DASTRE..... Physiologie.
	DITTE..... Chimie.
	MUNIER-CHALMAS... Géologie.
	GIARD..... Zoologie, Évolution des êtres organisés.
	WOLF..... Astronomie physique.
	KOENIGS..... Mécanique physique et expérimentale.
	VÉLAIN..... Géographie physique.
	GOURSAT..... Calcul différentiel et calcul intégral.
	N..... Chimie organique.
Professeurs adjoints....	CHATIN..... Zoologie, Anatomie, Physiologie comparée.
	PELLAT..... Physique.
	PUISEUX..... Mécanique et Astronomie.
Secrétaire.....	FOUSSEREAU.

A

M. GASTON BONNIER

MEMBRE DE L'INSTITUT,
PROFESSEUR A LA SORBONNE.

Hommage respectueux
et témoignage de vive reconnaissance.

L'ASSIMILATION CHLOROPHYLLIENNE

ET

LA COLORATION DES PLANTES

Par M. ED. GRIFFON

INTRODUCTION

I

« Je pense, a dit Claude Bernard, que c'est une erreur ou une illusion de toutes les écoles anatomistes, d'avoir cru que l'anatomie expliquait directement la physiologie (1). » L'illustre savant avait, il est vrai, plus particulièrement en vue la physiologie animale ; mais ses paroles n'en conservent pas moins la même vérité quand on envisage les fonctions des plantes.

Parmi ces fonctions, il en est une, l'assimilation du carbone, qui s'exerce le plus souvent par l'intermédiaire d'une matière colorante verte, la chlorophylle, laquelle se trouve contenue généralement dans de petits organites de nature protoplasmique et qu'on nomme *leucites* ou plastides. La présence des leucites verts ou *chloroleucites* est alors, pour l'anatomiste, un signe que la *fonction assimilatrice*, qui consiste dans la fixation de carbone avec dégagement

(1) Claude Bernard, *La science expérimentale*, p. 103.

d'oxygène, peut s'exercer à la lumière dans les cellules qui les contiennent.

Mais il ne faut pas oublier que le protoplasme des cellules vertes, comme celui des cellules incolores, est doué de la fonction respiratoire. Or, cette fonction, au point de vue des échanges gazeux, est précisément l'inverse de l'assimilation chlorophyllienne ; par elle, de l'oxygène est absorbé et de l'acide carbonique dégagé.

D'autre part, dans une feuille, dans une plante entière surtout, il y a des cellules incolores qui respirent et n'assimilent pas, et parfois aussi des cellules vertes qui, situées dans les profondeurs des tissus, ne reçoivent qu'une lumière très affaiblie dans ses rayons actifs.

Or, l'anatomie est-elle toujours capable, par ses moyens propres, d'apprécier dans cette feuille, dans cette plante entière, l'intensité de chacune des deux fonctions, et de prévoir quels seront le sens et la valeur de la résultante des échanges gazeux opposés ? Il faut bien avouer que non.

M. G. Bonnier (1), dans ses recherches sur la biologie des Phanérogames parasites, a mis en évidence ce fait que des plantes vertes, comme l'*Euphrasia officinalis* par exemple, ne dégagent pas d'oxygène à la lumière ; non que l'assimilation y soit nulle, mais elle est trop faible et par suite masquée par la respiration.

M. Bonnier fait alors remarquer avec juste raison « quels sont les graves défauts que peut avoir la méthode anatomique lorsqu'on veut en tirer des conclusions physiologiques ». Il voit dans ses recherches un exemple à citer, auquel on pourrait en joindre beaucoup d'autres, pour opposer des objections sérieuses à ce que certains auteurs ont appelé « l'Anatomie physiologique ».

Les plantes vertes peuvent donc avoir des énergies assimilatrices tellement différentes qu'à la lumière les échanges gazeux soient renversés. L'anatomie ne peut pas toujours

(1) G. Bonnier, *Recherches physiologiques sur les plantes parasites* (Bull. scient. du nord de la France et de la Belgique, t. XXV, 1893, p. 77).

prévoir ces faits. Elle est également désarmée quand il s'agit d'apprécier, chez les plantes vertes qui dégagent de l'oxygène, l'énergie avec laquelle l'acide carbonique est décomposé. Le problème si important et si complexe, mais encore si peu exploré, de l'assimilation spécifique, n'a donc pas à attendre d'elle sa solution. Bien plus, les résultats expérimentaux une fois trouvés, elle est même souvent incapable de les interpréter d'une manière satisfaisante. C'est ainsi que M. Bonnier, dans le travail cité plus haut, se voit obligé d'admettre que les différences d'assimilation doivent être fonction d'une autre variable que la structure qui serait peut-être la *nature de la chlorophylle*, ou les matières surajoutées modifiant son rôle absorbant pour les radiations.

La chlorophylle, en effet, n'est pas, comme on le croit généralement, une substance unique commune à toutes les plantes.

Depuis que les deux Rouelle préparèrent pour la première fois une dissolution alcoolique de ce qu'ils appelaient la « fécule verte », depuis surtout les travaux de Pelletier et Caventou sur ce principe, auquel ils donnèrent le nom de « chlorophylle », presque tous les savants qui l'ont étudié ont cru se trouver en présence d'une substance verte toujours la même, mais qui se modifie rapidement sous l'influence de la lumière et de l'air.

D'ailleurs, jusqu'en 1877, aucune analyse précise n'avait été donnée de la chlorophylle. Il est juste cependant de dire qu'en 1854 Angström (1), par des recherches spectroscopiques, avait été conduit à admettre que la chlorophylle des Phanérogames n'est pas la même que celle des Algues, ce que confirma l'année suivante Horstmar (2), au point de vue purement chimique. Herapath (3), en 1869, pensait même que chaque plante doit posséder une chlorophylle spéciale. Mais ces travaux n'eurent aucun écho.

(1) Angström, *Pogg. Ann.*, t. XLIII, p. 475, 1854.

(2) Horstmar, *Ibid.*, 1855.

(3) Herapath, *Ber. d. deutsch. Chem. Gesell.*, t. II, p. 382, 1869.

En 1877 (1), A. Gautier fit cristalliser pour la première fois la chlorophylle de l'Épinard; en 1879 (2), il en donna la composition chimique, qui différerait d'ailleurs de celle de la matière verte des Graminées, obtenue d'une autre façon par Hoppe-Seyler (3). Ce dernier auteur pense qu'il a isolé du Ray-Grass la chlorophylle, mais modifiée, et il donne le nom de chlorophyllane au produit obtenu; selon lui, les cristaux verts de A. Gautier, de même que ceux de Rogalski (4), seraient des mélanges de chlorophyllane, de cire et de carotène. Mais M. A. Gautier persiste à admettre que la chlorophyllane de Hoppe-Seyler est bien la chlorophylle des Graminées (Monocotylédones), et qu'elle diffère alors de celle des Épinards (Dicotylédones). Ayant de plus observé en 1875 que la chlorophylle des Fougères brunit très vite, même à la lumière diffuse, il en conclut que la matière verte des Cryptogames n'est pas la même que celle des Phanérogames, et que chez les Phanérogames il y a lieu de distinguer celle des Monocotylédones et celle des Dicotylédones (5).

M. Étard, qui depuis plusieurs années se livre à des recherches très précises sur la matière verte des plantes, a montré, en s'aidant à la fois de l'analyse chimique et de la spectrométrie, qu'il existe dans le règne végétal un grand nombre de chlorophylles, et qu'il peut même y en avoir plusieurs pour une espèce donnée. C'est ainsi que, d'un extrait sulfo-carbonique de feuilles de Luzerne, il a isolé la médicagophylle α (6), et d'un extrait alcoolique, la médicagophylle β (7) qui ont des constitutions chimiques et des spectres différents.

Il opère sur des poids considérables de feuilles sèches,

(1) A. Gautier, *Bull. Soc. chim.*, t. XXVIII, p. 147.

(2) Id., *C. R. Acad.*, t. LXXXIX, p. 865.

(3) Hoppe-Seyler, *Ber. d. deutsch. Chem. Gesell.*, 1^{er} sept. 1879.

(4) Rogalski, *C. R. Acad.*, 12 av. 1880.

(5) A. Gautier, *Remarques à propos d'une communication de M. Étard* (*C. R. Acad.*, 1895).

(6) Étard, *C. R. Acad. des sc.*, t. CXIX, p. 289.

(7) Id., *Ibid.*, t. CXX, p. 328.

10 kilogrammes environ, afin de pouvoir effectuer facilement toutes les séparations et purifications nécessaires. Selon lui (1), le sulfure de carbone ne dissout que des chlorophylles se rapprochant par leur composition des corps gras et pauvres en oxygène et en azote; les filaments tordus ou aiguilles vertes, longtemps connus sous le nom de *chlorophyllane*, seraient constitués par un substratum d'espèces chimiques variées teint par des millièmes de chlorophylle. Quant à l'alcool, il enlève à son tour des chlorophylles plus oxygénées et plus azotées, et dont tout un groupe a des propriétés qui dépendent de l'espèce botanique et même des variétés, des lieux d'origine et des stades de croissance.

M. Étard pense que sa méthode analytique contribuera à augmenter presque indéfiniment le nombre des chlorophylles. On le comprendra sans peine, si on sait que M. Étard, dans les extraits sulfo-carboniques et alcooliques d'une plante, isole six groupes de chlorophylles dont chacun peut même être complexe. Tous ces groupes agissent-ils dans l'assimilation? On l'ignore. Il n'est pas impossible que dans certaines plantes des groupements actifs fassent défaut en partie, sinon en totalité; mais ce n'est là qu'une supposition purement gratuite.

M. Étard est aussi arrivé, par la méthode spectroscopique, à différencier les chlorophylles. La diversité de ces dernières se démontre par les longueurs d'onde des axes des bandes d'absorption préexistantes ou provoquées par l'action des réactifs (2).

Il faut bien dire que cette diversité des chlorophylles n'implique pas nécessairement une influence sensible sur l'énergie de décomposition de l'acide carbonique, et nous n'avons encore, à l'heure actuelle, aucun résultat expérimental concernant cette importante question. M. Étard, se plaçant à un autre point de vue, pense que les actions de la

(1) Étard, *Les chlorophylles* (Ann. de chim. et de phys., 7^e série, t. XIII, avril 1898).

(2) Id., *C. R. Acad. des sc.*, t. CXXIV, p. 1351.

synthèse végétale conduisant à des corps gras insolubles dans l'eau et à des matériaux éminemment solubles, le tout par l'intermédiaire des matières vertes à absorption, une seule chlorophylle ne saurait suffire à ces travaux. Certaines chlorophylles solubles dans le pentane sont, par leurs dédoublements dans les cellules, les instruments de la production chimique des essences et des huiles. D'autres, insolubles dans les carbures, déjà miscibles à l'eau et très riches en oxygène, tendent, en se dédoublant, à produire des hydrates de carbone, les tanins et les extraits.

Une autre question se pose maintenant : les chlorophylles sont-elles les seules substances assimilatrices qu'on rencontre chez les plantes ? Les recherches microspectroscopiques de M. Engelmann tendent à faire croire qu'il y a d'autres *chromophylles* que les substances vertes, capables de servir à la décomposition du gaz carbonique ; par exemple, la bactériopurpurine des bactéries pourprées, la phycoérythrine, la phycophéine et la phycocyanine des Algues ; mais les résultats si importants obtenus par ce savant physiologiste n'ont pas encore pu être vérifiés par les méthodes directes. De plus, dans le cours de ce travail il ne sera surtout question que des Phanérogames.

Celles-ci d'ailleurs ne sont pas toujours vertes. Il en est d'incolores comme l'*Orobanche*, le *Monotropa*, et qui se comportent par conséquent dans leur nutrition comme les Champignons. Jamais M. Engelmann n'a pu mettre en évidence de dégagement d'oxygène par le plasma, comme le voudrait la théorie de Pringsheim, et les méthodes directes confirment ses résultats. Il en est d'autres qui ont le feuillage coloré par une substance dissoute dans le suc cellulaire et qui laisse parfaitement intacts les chloroleucites. Quelle est l'énergie assimilatrice de ces plantes rouges ? Nous ne possédons sur ce point qu'un très petit nombre de renseignements, qui seront rapportés plus loin.

Dans les chloroleucites même, il y a, en dehors de la chlorophylle, une matière colorante jaune, la *xanthophylle*, qui

possède trois bandes d'absorption dans la moitié droite du spectre. Cette substance a-t-elle un rôle assimilateur ? M. Engelmann (1) l'affirme, mais les expériences directes faites jusqu'ici sur les plantes étiolées par MM. Bonnier et Mangin (2) ont donné des résultats négatifs. Or les feuilles dites *panachées dorées*, comme celles du Sureau, ne renferment guère que de la xanthophylle; sont-elles capables, à la lumière, de décomposer l'acide carbonique ?

Enfin la coloration des plantes n'est pas seulement fonction de leur nature propre; depuis longtemps déjà on a observé qu'un certain nombre de conditions de milieu influent sur elle. Les recherches de Morphologie expérimentale exécutées dans ces derniers temps l'ont prouvé à bien des reprises; le milieu, en effet, modifie la structure, augmente ou réduit la matière verte, si même il n'en change pas la nature. Que devient alors l'énergie assimilatrice ? Nous n'avons encore sur ce point que les résultats obtenus par M. de Lamarlière (3) sur les feuilles qui ont crû à l'ombre et au soleil, et ceux de M. G. Bonnier (4) sur l'assimilation comparée des plantes développées dans la plaine et sur les hauteurs des Alpes.

Je me suis proposé de répondre aux questions qui viennent d'être soulevées et qui, toutes, comme on le voit, ont trait aux *relations entre l'énergie assimilatrice et la coloration des plantes*.

Or les différentes colorations que présentent les végétaux tenant, comme il a déjà été dit, soit à la nature de ces derniers, soit aux conditions dans lesquelles ils ont vécu, mon travail se trouve naturellement divisé en deux parties.

Dans la première, je m'occupe tout d'abord de l'assimila-

(1) Engelmann, *Les couleurs non vertes des feuilles et leur signification pour la décomposition de l'acide carbonique sous l'influence de la lumière* (Archives néerlandaises, t. XXII, 1888, p. 1-57).

(2) Bonnier et Mangin, *Respiration des tissus sans chlorophylle* (Ann. Sc. nat. Bot., 6^e série, t. XVIII, p. 293).

(3) L. Gêneau de Lamarlière, *Rev. gén. de Bot.*, 1892.

(4) G. Bonnier, *Ann. Sc. nat. Bot.*, 7^e série, t. XX, p. 217.

tion comparée des Phanérogames qui ne sont ni saprophytes ni parasites ; j'envisage parmi ces plantes : 1° celles qui, bien qu'appartenant à des variétés ou espèces voisines, se distinguent nettement par l'intensité de la teinte verte de leur feuillage ; 2° celles qui sont colorées autrement qu'en vert et présentent des teintes rouges, brunes, violettes, jaunes ou blanchâtres. J'aborde ensuite l'assimilation des Phanérogames saprophytes ou parasites, lesquelles sont, soit franchement vertes, soit plus ou moins complètement décolorées.

Quant à la seconde partie, elle est consacrée à l'influence exercée indirectement par le milieu sur l'énergie assimilatrice en modifiant la coloration et la structure des feuilles. Or, les conditions de milieu sont nombreuses et très variables ; j'ai donc dû forcément me limiter. Je me suis occupé seulement de quelques points concernant l'action de la lumière, de la chaleur et des sels.

Voici d'ailleurs un tableau résumant le plan que j'ai adopté.

1 ^{re} Partie. — Colorations inhérentes à la nature des plantes.	SECTION I.	Chap. I. — Plantes à feuillage coloré en vert.
	Plantes ni saprophytes ni parasites.	Chap. II. — Plantes à feuillage coloré autrement qu'en vert.
2 ^e Partie. — Colorations en rapport avec le milieu.	SECTION II.	
	Chap. I. — Plantes parasites ou saprophytes.	
	Chap. I. — Action de la lumière.	
	Chap. II. — Action de la chaleur.	
	Chap. III. — Action des sels.	

II

Quelques mots maintenant, avant de terminer cette introduction, sur les procédés expérimentaux que j'ai employés. Mes recherches ayant porté sur des feuilles entières ou fractionnées, sur des segments de tiges herbacées, j'ai pu

me servir d'éprouvettes de faibles dimensions en longueur. Ces éprouvettes étaient cylindriques ou aplaties, suivant la forme des organes à étudier. Les éprouvettes aplaties sont pour ainsi dire indispensables quand on étudie l'assimilation chez les feuilles isolées, qui sont larges et peu épaisses; tous les points de la surface du limbe reçoivent alors les rayons lumineux sous la même incidence, ce qui est une condition essentielle pour que les expériences soient comparables.

Comme il me fallait en outre obtenir des dégagements d'oxygène notables afin que les comparaisons fussent aussi exactes que possible, je plaçais les feuilles dans de l'air contenant de 5 à 10 p. 100 d'acide carbonique.

Cet air était préparé à l'avance et mis en réserve sous une cloche renversée sur le mercure. Cette cloche se trouvait en communication avec un appareil à prises de gaz.

Les feuilles fraîchement cueillies étaient placées dans les éprouvettes en question que je remplissais ensuite de mercure. À l'aide de l'appareil à prises, et après brassage de l'air de la cloche afin de maintenir le mélange homogène, j'introduisais une certaine quantité de cet air dans l'éprouvette. Puis je faisais passer à l'aide d'une pipette recourbée un peu d'eau distillée sur la surface libre du mercure, afin d'empêcher le dégagement des vapeurs de ce métal, lesquelles sont toxiques pour les feuilles. Celles-ci se maintenaient facilement dans l'éprouvette en reposant sur le mercure par leur pétiole préalablement entouré de mastic Golaz.

Les éprouvettes contenant les feuilles à comparer étaient placées côte à côte, renversées sur de petites cuvettes à mercure, soit à la lumière diffuse, soit en plein soleil; mais dans ce dernier cas je les recouvrais d'une cloche à double paroi dans laquelle l'eau se renouvelait continuellement; la température alors n'a jamais dépassé 23 degrés; après un quart d'heure ou une demi-heure d'exposition, une grande partie de l'acide carbonique se trouvait décomposée.

Au début de chaque expérience, je prenais un échan-

tillon de l'air employé; on remarquera que celui-ci était rigoureusement le même dans chaque éprouvette, ce qui est encore une condition nécessaire pour que les résultats soient comparables. A la fin de l'expérience, les éprouvettes étaient rapportées au laboratoire et renversées sur la cuve à mercure; une faible partie de l'air qu'elles contenaient était alors transvasée dans une petite éprouvette.

J'avais donc ainsi des échantillons de l'air initial et de l'air final que j'analysais à l'aide de l'appareil Bonnier et Mangin. Les résultats analytiques, joints à la connaissance du volume de l'air employé et de la surface des feuilles, me permettaient de calculer facilement les quantités de gaz émis par unité de surface et d'établir par suite les rapports des énergies assimilatrices, lesquels seront souvent désignés dans ce travail sous le nom de *rapports d'assimilation*.

Pour étudier la respiration il suffit de placer les feuilles dans des éprouvettes quelconques renfermant de l'air atmosphérique sous un volume qu'on mesure ensuite, d'exposer les éprouvettes à l'obscurité et de faire l'analyse des gaz à la fin de l'expérience. L'appareil à prises n'est donc pas nécessaire. Les dégagements d'acide carbonique sont rapportés, suivant les cas, soit au volume, soit au poids sec ou au poids frais.

Tous ces procédés sont, comme on le voit, très expéditifs. Grâce à eux, j'ai pu exécuter le nombre relativement considérable d'expériences nécessitées par le sujet que j'avais entrepris.

PREMIÈRE PARTIE

COLORATIONS INHÉRENTES A LA NATURE DES PLANTES

SECTION I

Plantes ni parasites ni saprophytes.

CHAPITRE PREMIER

PLANTES A FEUILLAGE COLORÉ EN VERT

Un certain nombre de plantes appartenant à des espèces voisines ou à des variétés d'une même espèce ont un feuillage semblable ou plus ou moins différent au point de vue de l'intensité de la teinte verte. Je me suis proposé de rechercher quelle influence cette intensité peut avoir sur l'énergie assimilatrice des feuilles. J'espérais en même temps, grâce à la grande variété des plantes employées, rencontrer des cas dans lesquels les différences d'assimilation ne pussent s'expliquer simplement par la structure, ce qui m'aurait amené à invoquer l'action d'autres facteurs : la nature des chlorophylles, l'activité propre des leucites par exemple.

Les espèces ou variétés qu'il s'agissait de comparer étaient choisies de telle façon qu'elles aient le même âge, qu'elles aient vécu côte à côte dans le même sol et exposées aux mêmes conditions météoriques, la nature des plantes seule faisant sentir son influence sur la coloration, la structure et l'énergie assimilatrice. Les influences individuelles

étaient éliminées en répétant l'expérience sur un certain nombre de pieds différents.

J'ai comparé ainsi des variétés ou espèces voisines de Céréales, de Laitues, de Fuchsias, de Spirées, de Pêchers, de Pruniers, de Vignes, de Rosiers, de Bégonias, de Chrysanthèmes, de Cannas, etc.

Les résultats que j'ai obtenus m'ont permis de grouper ces plantes dans un certain ordre que je vais précisément reproduire en décrivant les expériences.

Céréales. — Je dois à l'obligeance de M. de Vilmorin une liste de variétés de Blé, de Seigle, d'Avoine et d'Orge dont le feuillage est manifestement soit vert foncé, soit vert pâle.

La voici.

CÉRÉALES A FEUILLAGE		
Vert foncé.		Vert pâle.
	<i>Blé.</i>	
Bordieu.		Talavera de Bellevue.
Roseau.		Blanc de Colorado.
Crépi.		Blé Suisse.
Canadian express.		Goldendrop.
Blé de l'Ile de Noé.		Blanc à paille violette.
	<i>Seigle.</i>	
Seigle Émeraude.		Seigle d'Ile.
	<i>Avoine.</i>	
Avoine noire de Russie.		Avoine noire de Brie.
— blanche de Pologne.		— grise de Houdan.
— noire d'Ossitic à trois grains.		— blanche.
	<i>Orge.</i>	
Orge Chevalier.		Orge d'Italie.
— nue du Japon.		— nue grosse.

BLÉ (*Triticum sativum*). — Mes expériences ont porté sur le *Blé de Crépi* et le *Blé de Noé* à feuillage foncé, et le *Blé Suisse* à feuillage blond. Ces variétés avaient été semées côte à côte dans le jardin du Laboratoire de Biologie végétale.

En avril, alors que les plantes avaient 50 centimètres de

hauteur, on distinguait très nettement de loin les variétés d'après la coloration du feuillage ; mais l'examen en masse ne donne pas d'indication précise, ainsi que l'avait déjà remarqué Georges Ville (1), dans ses recherches sur l'analyse du sol par les plantes. La coloration varie en effet suivant la place qu'occupe l'observateur par rapport au soleil, suivant l'état de l'atmosphère, l'heure de la journée, etc. Des différences très nettes de loin, sont à peine visibles quand on examine les feuilles isolément et par réflexion. La coloration est d'ailleurs influencée par les cires épidermiques, qui n'ont rien à voir avec la fonction chlorophyllienne. Cependant, si on regarde par transparence, la comparaison des intensités de coloration prend une assez grande fixité et concorde parfaitement avec le résultat de l'examen microscopique de coupes également épaisses.

Une autre difficulté tient à la prise des échantillons servant aux expériences ; il faut en effet que les feuilles qu'on met à assimiler aient le même âge ; or, chez les Graminées, ces organes évoluent assez rapidement, et à des époques peu éloignées ils dégagent des quantités sensiblement différentes d'oxygène. De plus, les Céréales sont très souvent attaquées par des maladies cryptogamiques (*Oidium*, *Septoria*, *Rouille*, etc.).

Disons en passant que c'est avec les feuilles de Graminées que l'emploi des petites éprouvettes plates est précieux ; il arrive souvent que les deux moitiés du limbe tendent à se rapprocher en tournant autour de la nervure médiane qui sert de charnière ; et, si ce phénomène qu'on ne peut empêcher dans les éprouvettes à section circulaire, ne se produisait pas avec la même intensité et au même moment pour les deux feuilles à étudier, il en résulterait des variations d'assimilation tenant à l'inégalité d'incidence des rayons lumineux, et non à la nature même de la plante.

Voici le résumé de quelques expériences :

(1) Georges Ville, *L'analyse du sol par les plantes* (Paris, Imprimerie Nationale, 1894).

Deux feuilles, l'une de *Blé de Crépi*, l'autre de *Blé Suisse*, sont mises à assimiler dans de l'air dont la composition est la suivante :

CO ₂ =		7,20
O =		18,31
Az =		74,49

La première dégage 0^{cc},062 d'oxygène par centimètre carré, et la seconde 0^{cc},058, ce qui nous donne comme *rapport d'assimilation en prenant l'énergie de la feuille à teinte foncée comme unité* (1) : $\frac{0,058}{0,062} = 0,93$.

Dans une autre expérience, ce rapport s'est abaissé à 0,90. Les différences de teinte sont très nettes entre les deux Blés, et les feuilles de la variété blonde (*Blé Suisse*) sont plus larges que celles de la variété foncée (*Blé de Crépi*). La différence de coloration tient à ce que chez le *Blé Suisse*, le mésophylle est un peu moins épais et les faisceaux libéro-ligneux plus rapprochés et par conséquent plus nombreux pour une surface donnée.

Avec le *Blé de l'Ile de Noé*, qui est glauque et très foncé, et le *Blé Suisse*, le rapport d'assimilation est voisin de 0,80. Mais les différences de teinte sont plus marquées que précédemment.

Les faisceaux sont plus éloignés dans le *Blé de Noé*, et le mésophylle mesure 137 μ au lieu de 113 (Pl. I, fig. 1 et 2).

SEIGLE (*Secale cereale*). — Le *Seigle Émeraude* et le *Seigle d'Ile* ne m'ont pas donné de différence appréciable dans l'énergie assimilatrice.

La première variété est d'un beau vert luisant pourtant à la face inférieure, tandis que la seconde est glauque et plus pâle.

Les cellules du *Seigle d'Ile* sont un peu moins riches en chlorophylle, et surtout les faisceaux sont plus développés et plus rapprochés, et cela, bien entendu, aux dépens du tissu

(1) Il en sera toujours ainsi au cours de ce chapitre.

assimilateur. Cette variété devrait donc dégager moins d'oxygène que l'autre, mais son mésophylle est plus épais (255 μ au lieu de 135).

ORGE (*Hordeum vulgare*). — Avec l'*Orge Chevalier* et l'*Orge nue grosse*, j'ai trouvé des rapports d'assimilation voisins de 0,90.

L'*Orge Chevalier* a des feuilles plus étroites, mais plus foncées que celles de l'*Orge nue*; son mésophylle mesure 120 μ au lieu de 110.

AVOINE (*Avena sativa*). — L'*Avoine noire de Brie* et l'*Avoine noire de Russie* se comportent comme les deux Orges précédentes, au point de vue de l'énergie assimilatrice.

En somme, à part le *Blé de Noé* comparé au *Blé Suisse*, toutes les Céréales étudiées, bien que présentant des intensités de coloration nettement différentes, ont des énergies assimilatrices très voisines, ces dernières étant rapportées à l'unité de surface foliaire. Tous les résultats expérimentaux sont cependant d'accord avec les déductions tirées de la structure, mais il n'en reste pas moins ce fait, qu'il n'y a pas concordance complète entre l'intensité de la coloration des feuilles et l'activité avec laquelle l'acide carbonique est décomposé.

Laitues et Romaines (*Lactuca sativa*). — On cultive dans les jardins des variétés de Laitues et de Romaines qui se distinguent fort bien par la coloration de leurs feuilles. Je citerai par exemple la *Laitue blonde maraîchère* et la *Laitue grise ou plate maraîchère*, qui sont d'un vert pâle, alors que la *Laitue d'Alger* et la *Laitue Palatine* sont foncées. Il y a aussi des Romaines blondes et des Romaines brunes.

Or, en comparant entre elles des feuilles de ces salades blondes et brunes, on obtient des rapports d'assimilation voisins de 0,80. Ainsi j'ai trouvé 0,80 avec une Laitue blonde et une Romaine brune, 0,83 avec deux Romaines, 0,79 avec deux Laitues. On peut remarquer d'ailleurs que les pieds de salades blondes, surtout chez les Romaines, n'atteignent

pas un aussi grand développement que les pieds de salades brunes.

Les augmentations de poids sec en un temps donné concordent d'ailleurs entièrement avec tous ces faits. Dans des planches de Laitues blondes et de Romaines brunes, j'ai arraché dix pieds de chaque variété, et après les avoir soigneusement lavés, je les ai desséchés à l'étuve, puis j'en ai pris les poids secs. Les dix pieds de Laitue pesaient 307 milligrammes, et les dix pieds de Romaine 413 milligrammes. Après quinze jours, le poids sec de dix autres pieds de Laitue s'élevait à 587 milligrammes, alors que pour les Romaines il atteignait 947 milligrammes. Les Romaines avaient donc augmenté de 532 milligrammes, et les Laitues de 280 milligrammes seulement. Si l'on rapporte les gains de matière sèche aux poids initiaux, on voit que, dans le même temps, 100 parties de matière sèche ont gagné 94 chez les Laitues et 109 chez les Romaines, soit un rapport d'augmentation de $\frac{94}{109} = 0,86$. Ce rapport s'est abaissé à

0,80 et même à 0,75, en s'adressant à des plantes plus jeunes.

J'ai obtenu des nombres voisins de ceux que je viens de citer, en comparant des Laitues entre elles et des Romaines entre elles.

Cette méthode des augmentations de poids secs a déjà été employée pour déterminer l'énergie assimilatrice d'un certain nombre de plantes (*Tropæolum majus*, *Phaseolus multiflorus*, *Ricinus communis*, *Helianthus annuus* et diverses variétés de *Zea Mays*), par Weber (1). L'auteur rapportait les gains de matière sèche à l'unité de surface des feuilles.

Au point de vue anatomique, les feuilles des variétés de salades brunes et blondes étaient notablement différentes. Ainsi la feuille d'une Romaine brune mesure 400 μ d'épaisseur; les cellules de l'assise palissadique ont 100 μ de longueur; les chloroleucites sont très gros (7 à 8 μ) et très

(1) Weber, *Ueber spezifische Assimilationsenergie* (Arbeit, d. bot. Inst. in Würzburg, t. II, p. 346).

verts. La feuille de la variété blonde est un peu moins épaisse (370 μ); son parenchyme est peut-être plus serré que celui de la variété brune, mais les chloroleucites sont bien plus petits (4 à 6 μ), et leur teinte verte moins foncée.

Mêmes remarques anatomiques pour les Laitues. En résumé, chez les salades étudiées, ce sont les variétés brunes qui assimilent le plus par unité de surface, et ce résultat est en rapport étroit avec le nombre, la dimension et la teinte des chloroleucites d'une part, le développement et la différenciation du mésophylle d'autre part.

Fuchsia (*Fuchsia*). — Mes expériences ont porté sur trois variétés, connues en horticulture sous les noms de *Mazeppa*, *Blanche de Castille* et *Champion*. La première seule a les feuilles d'un vert foncé; la seconde les a d'un vert pâle, mais un peu terne, avec les nervures blanchâtres; les feuilles de la troisième sont d'un vert peu foncé aussi, mais brillant, et leurs nervures sont colorées en rouge.

Dans trois expériences, j'ai trouvé les dégagements d'oxygène suivants par centimètre carré :

	Mazeppa.	Blanche de Castille.	Champion.
1 ^o	0,216	0,194	0,179
2 ^o	0,061	0,050	0,056
3 ^o	0,115	0,073	0,080

La variété *Mazeppa*, qui est la plus foncée, assimile aussi le plus; mais les variétés *Blanche de Castille* et *Champion*, également pâles, assimilent différemment.

Voyons maintenant comment ces faits s'accordent avec l'anatomie. Les variétés *Mazeppa* et *Blanche de Castille* ont des feuilles de même structure; mais les chloroleucites dans la seconde variété sont moins nombreux et surtout moins verts; leurs granulations incolores sont très apparentes. Quant à la variété *Champion*, ses feuilles sont moins épaisses; le mésophylle mesure 180 μ environ au lieu de 240; son parenchyme en palissade se trouve réduit proportionnellement; par contre les chloroleucites, un peu moins verts

que dans la variété *Mazzone*, le sont bien plus que dans la variété *Blanche de Castille*, et surtout on n'y distingue pas de granulations incolores.

Ainsi donc, la variété *Mazzone* est très verte à cause de son épaisseur et de sa richesse en chlorophylle, et c'est elle qui assimile le plus. La variété *Blanche de Castille*, bien qu'ayant un mésophylle identique à celui de la première, est moins verte par suite du plus petit nombre, des dimensions plus faibles et de la teinte moins accentuée de ses chloroleucites : son énergie assimilatrice est aussi moindre. La variété *Champagne* a des feuilles moins épaisses que celles des deux précédentes ; mais les feuilles sont aussi vertes, sinon plus, que celles de la variété *Blanche de Castille*, en raison du nombre, des dimensions et de la teinte des chloroleucites dans chaque cellule : la faible épaisseur du mésophylle se trouve ainsi compensée et au delà, en sorte que l'assimilation est plus intense.

Bégonie *Begonia*. — Deux variétés ont été étudiées : l'une à feuillage très pâle dégage $0^{\text{m}},030$ par centimètre carré, et l'autre très foncée $0^{\text{m}},052$, ce qui donne un rapport d'assimilation de 0.58. Le mésophylle de la première mesure 95μ et celui de la seconde 133μ : le tissu palissadique a le même développement dans les deux feuilles, mais dans la variété à feuillage foncé, les chloroleucites sont plus gros (8μ au lieu de 5 à 6).

Vigne *Vitis vinifera*. — J'ai opéré sur des feuilles de *Gros Colmar*, qui sont d'un vert foncé, et de *Chasselas*, qui sont d'un vert tendre. J'ai obtenu comme rapport d'assimilation 0.92. Ce chiffre paraît assez élevé si l'on examine la structure des feuilles. En effet, bien que l'assise palissadique ait la même épaisseur dans les deux variétés, le parenchyme spongieux est moins développé dans le *Chasselas*, ce qui fait que le mésophylle n'a qu'une épaisseur de 145μ au lieu de 167 ; en outre, les chloroleucites sont moins verts et d'appar-

rence plus granuleuse. On voit par là quel rôle considérable joue le parenchyme en palissade dans l'assimilation.

Rosier (*Rosa*). — En expérimentant sur des variétés à feuilles blondes comme *Céline Forestier*, *Aimée Vibert*, et à feuilles foncées comme *M^{me} Alfred Carrière* et *Reine Marie-Henriette*, j'ai obtenu des rapports d'assimilation voisins de 0,80. Les chloroleucites ont les mêmes dimensions et la même teinte de part et d'autre ; mais l'assise palissadique est moins développée dans les feuilles blondes (34 μ au lieu de 62).

Troëne (*Ligustrum japonicum*). — Avec le Troëne nous allons trouver des feuilles très vertes assimilant moins que des feuilles à teinte pâle. J'ai rencontré en effet sur un certain nombre de pieds de *Ligustrum japonicum* des feuilles d'un vert foncé dégageant moins d'oxygène que d'autres feuilles adultes du même pied et dont la teinte était plus pâle. Le rapport d'assimilation devint égal à 1,13.

Mais la feuille très verte avait un mésophylle dont l'épaisseur était de 243 μ avec deux assises palissadiques mesurant ensemble 116 μ , alors que chez la feuille pâle ces dimensions étaient 324 μ et 173 μ ; seulement, dans cette dernière feuille les chloroleucites, quoique très nombreux, étaient peu colorés et leurs granulations très apparentes.

Somme toute, jusqu'ici, *les différences d'énergie assimilatrice ne sont nullement contradictoires avec la structure, bien qu'on puisse rarement en prévoir le sens et l'importance à cause des nombreuses compensations qui se produisent.*

Il n'en est plus de même pour les plantes suivantes :

Balisier (*Canna*). — Certaines variétés de ces plantes ont un feuillage vert foncé, bleuâtre même. D'autres ont des feuilles d'un vert clair et plus pâle.

Or, en faisant assimiler les unes et les autres j'ai obtenu des dégagements d'oxygène très voisins. Ainsi j'ai trouvé

2^{cc},20 et 2^{cc},14 dans une première expérience; 0^{cc},833 et 0^{cc},816 dans une seconde; 0^{cc},943 et 0^{cc},921 dans une troisième, etc. Cependant le mésophylle de la feuille verte est plus épais (178 μ au lieu de 135) et ses chloroleucites sont un peu plus gros et bien plus verts (fig. 1 et 2). De telles

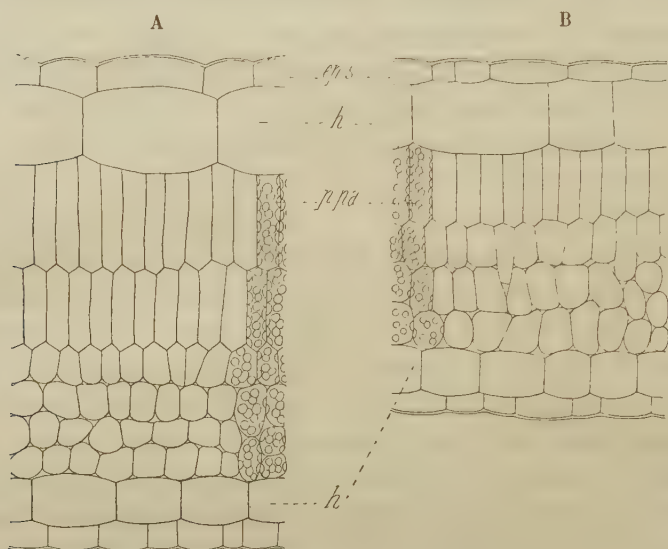


Fig. 1 et 2. — *Canna*. — A, feuille foncée. B, feuille pâle. — *ep.s.*, épiderme supérieur; *h.*, hypoderme; *p.pa.*, parenchyme en palissade.

différences de structure et de coloration, d'après ce que nous étions habitués à voir, eussent dû faire varier davantage les énergies assimilatrices.

Je me suis demandé alors, comme dans tous les cas qui vont suivre, et je le dis ici une fois pour toutes, si la respiration, dont l'intensité varie souvent avec la nature de la plante, ne pouvait pas expliquer ces résultats. Mais j'ai constaté qu'il y avait proportionnalité entre le volume des feuilles et les quantités d'acide carbonique dégagé.

Les pigments verts seraient-ils distincts dans les deux variétés et leur spécificité retentirait-elle sur l'énergie assimilatrice? Le substratum vivant des chloroleucites n'aurait-il pas la même activité? Autant de questions qui s'imposent

à l'esprit, mais qui, dans l'état actuel de la science, restent sans réponse.

Chrysanthème (*Chrysanthemum coronarium*). — Une variété à feuilles très foncées dégage un peu moins d'oxygène qu'une autre variété à feuilles pâles : 0^{cc},053 au lieu 0^{cc},060 dans une première expérience; 0^{cc},146 au lieu de 0^{cc},154 dans une seconde.

Et pourtant la feuille verte est plus épaisse (420 μ contre 360) et ses chloroleucites sont plus colorés; elle a même une assise palissadique contre l'épiderme inférieur et qui n'existe pas dans l'autre feuille (Pl. I, fig. 3 et 4). Il faut ajouter toutefois que la partie centrale de son mésophylle est très pauvre en matière verte; cette région qui respire comme les autres assimile donc très peu et il n'en pas ainsi dans la feuille pâle. Cette particularité, qu'on rencontre, mais beaucoup plus exagérée, chez les plantes grasses, contribue peut-être dans une certaine mesure à rendre compte des échanges gazeux observés (1).

Spirée (*Spiræa*). — Le *Spiræa Billardi* a les feuilles blondes; celles du *Spiræa Revesiana* sont glauques et à teinte plus foncée. Les différences d'assimilation sont cependant très faibles. Ainsi la feuille très verte dégage 0^{cc},039 d'oxygène et l'autre 0^{cc},035. Dans une seconde expérience j'ai trouvé les nombres suivants : 0^{cc},045 et 0^{cc},042.

La feuille foncée est deux fois plus épaisse, mais ses leucites ne sont pas plus verts que ceux de la feuille pâle; son parenchyme en palissade est composé de quatre assises de cellules mesurant en tout 108 μ , soit 17 μ par cellule, alors que celui du *Spiræa Billardi* ne comprend qu'une assise qui mesure à elle seule 46 μ .

Peut-être pourrait-on conclure de là que toutes conditions étant égales d'ailleurs, une grande cellule est beau-

(1) Aubert, *Recherches sur la respiration et l'assimilation chez les plantes grasses* (Rev. gén. de Bot., 1892).

coup mieux adaptée à la fonction de décomposition de l'acide carbonique que de petites cellules superposées ayant ensemble la même dimension en longueur.

Pêcher (*Amygdalus Persica*). — Les variétés dites *Bruignons* qui donnent des fruits non duveteux et à chair adhérente au noyau, ont des feuilles en général d'un vert pâle. Or, en faisant assimiler ces feuilles concurremment avec celles de la variété dite *Grosse-Mignonne* et qui sont très foncées, j'ai obtenu des différences peu importantes dans les dégagements d'oxygène ; par exemple 0^{cc},940 pour la feuille verte, et 0^{cc},880 pour la feuille pâle. Il est vrai que celle-ci est plus épaisse (216 μ au lieu de 189), et ses deux assises palissadiques sont proportionnellement plus développées, mais ses chloro-leucites sont moins verts et leurs granulations plus marquées. Il y a donc à peu près compensation entre ces deux facteurs opposés, plus grande épaisseur du mésophylle et réduction de la chlorophylle, ce qui fait que les énergies assimilatrices de deux feuilles de nuances vertes très différentes sont presque identiques.

Mais deux autres variétés de Pêcher m'ont donné des résultats plus curieux. Ce sont la variété *Valdy* à feuilles très vertes et la variété *Béti Robin* à feuilles blondes. Les feuilles de ces variétés ont la même épaisseur, la même structure, et malgré leur différence très accusée de coloration elles assimilent autant l'une que l'autre (Pl. III et IV, fig. 1a et 1b).

La teinte blonde de la seconde variété tient à ce qu'il y a des plages de cellules régulièrement disposées, les unes plus nombreuses contre l'épiderme inférieur, les autres dans toute l'épaisseur du mésophylle, et qui sont moins vertes que le parenchyme environnant (Pl. II, fig. 5); il en résulte néanmoins que le tissu palissadique est à peu près le même dans les deux feuilles comme développement et comme coloration; or ce tissu joue un rôle très important dans l'assimilation; mais il n'en reste pas moins ce fait singulier

que deux plantes de même structure, mais inégalement riches en chlorophylle, ont la même énergie assimilatrice.

Prunier (*Prunus insititia*). — La même remarque s'applique à des résultats obtenus avec la *Reine-Claude dorée* à feuilles vert foncé et la *Reine-Claude diaphane* à feuilles blondes. Les feuilles ont la même structure dans les deux variétés, la même énergie assimilatrice, et pourtant la feuille blonde a des chloroleucites moins verts.

Conclusions. — Les colorations vertes plus ou moins foncées que présentent normalement les feuilles adultes de plantes appartenant à des variétés ou à des espèces voisines et développées dans les mêmes conditions de milieu, ne permettent pas toujours de *prévoir* et quelquefois même d'*expliquer* l'intensité de la fonction chlorophyllienne.

Si très souvent les feuilles d'un vert foncé ont une énergie assimilatrice supérieure à celle des feuilles d'un vert pâle (Céréales, Laitues et Romaines, Bégonias, Fuchsias), il arrive aussi :

1° Que des feuilles ayant la même teinte verte assimilent différemment (Fuchsia) ;

2° Que des feuilles d'un vert pâle assimilent autant et même plus que des feuilles d'un vert foncé (Pêcher, Prunier, Balisier, Chrysanthème, Troëne).

L'épaisseur du mésophylle, sa structure et en particulier le *développement du tissu palissadique* (1), le nombre, la dimension et la *teinte des chloroleucites* dans chaque cellule sont autant de facteurs dont les variations ont sur la coloration verte des feuilles et sur l'énergie assimilatrice des effets, soit concordants, soit opposés. En ce qui concerne la décomposition de l'acide carbonique, ces effets ont une résul-

(1) M. de Lamarlière, dans ses *Recherches sur l'assimilation spécifique chez les Ombellifères* (C. R. Acad., juil. 1891), a montré que les feuilles très découpées de certaines espèces ayant des assises en palissade plus nombreuses que les feuilles entières ou peu découpées, assimilent d'ordinaire beaucoup plus que ces dernières à surface égale.

tante que l'*expérience seule* peut faire connaître dans son sens et sa grandeur. Cette résultante semble même, dans certains cas, en contradiction avec les données de l'anatomie (Pêcher, Prunier, Spirée, Balisier).

Il y a donc, en dehors des modifications de la structure, d'autres causes (peut-être l'activité propre des leucites ou la nature des chlorophylles) *qui font varier l'assimilation.*

CHAPITRE II

PLANTES A FEUILLAGE COLORÉ AUTREMENT QU'EN VERT

On cultive dans les jardins et dans les parcs un certain nombre de plantes dont le feuillage est normalement coloré, soit en rouge, soit en violet ou en brun, soit en jaune. Il en est d'autres qui rougissent parfois accidentellement ou régulièrement au printemps ou à l'automne. D'autres enfin, bien connues aussi des horticulteurs, ont des feuilles dites panachées (1) et dont la teinte toujours assez pâle varie du jaune franc ou verdâtre au blanc jaunâtre et même au blanc argenti.

Je me suis proposé de rechercher comment se comportent les feuilles de ces plantes au point de vue de la décomposition de l'acide carbonique, et je les ai comparées sous ce rapport aux feuilles appartenant à des variétés vertes de la même espèce.

§ 1. — Plantes rouges.

a. *La substance rouge.* — Si nous examinons des feuilles de *Hêtre pourpre*, de *Coleus*, de *Perilla Nankinensis*, de *Lobelia ignea*, etc., nous voyons que le mésophylle est entièrement vert, mais que les cellules des deux épidermes sont pour la plupart colorées en rouge.

(1) Cette expression pouvant être interprétée dans des sens différents sera plus loin l'objet de quelques explications.

Dans une *Betterave rouge*, un *Prunus Pissardi*, etc., la matière colorante se rencontre dans tous les tissus de la feuille ; elle existe donc dans des cellules à chlorophylle ; mais comme elle est localisée dans les vacuoles, elle n'est pas en contact avec les chloroleucites et ne peut par suite les altérer.

Enfin, dans beaucoup d'autres plantes on ne la trouve guère que dans les cellules palissadiques.

La substance rouge existe donc concurremment avec la chlorophylle qui, absolument intacte, remplit sa fonction normale de décomposition de l'acide carbonique. Elle masque seulement, suivant sa concentration dans le suc cellulaire et sa répartition dans les tissus, la teinte verte ordinaire et communique aux feuilles ces tons si variés qui sont tant recherchés dans l'ornementation.

Cette matière colorante, soluble dans l'eau, porte indifféremment aujourd'hui le nom d'*érythrophylle* (1) ou d'*anthocyanine*. Elle est bleue quand le suc cellulaire est alcalin, rouge quand il est acide, violet quand il est neutre. C'est cette substance que l'on rencontre dans un grand nombre de fleurs bleues, violettes ou rouges ; mais dans ce cas le nom d'*anthocyanine* seul est employé.

Comme on le voit, la coloration des plantes supérieures à feuilles rouges est différente de celle des Algues. Chez les Floridées, par exemple, ce sont les chromoleucites qui renferment dans leur substance protoplasmique incolore un principe supplémentaire rose vif, soluble dans l'eau, insoluble dans l'alcool et l'éther, la *phycoérythrine*, et qui masque complètement la chlorophylle, donnant ainsi à la plante sa couleur propre. Ce principe colorant aurait, selon M. Engelmann, ainsi qu'il a déjà été dit, un rôle assimilateur, tandis qu'il n'en est rien pour l'*anthocyanine*.

(1) Ne pas confondre cette matière colorante avec l'*érythrophylle* de Bourgarel, qui n'est autre que la carotène d'Arnaud, carbure d'hydrogène qui accompagne la chlorophylle et prend en solution sulfocarbonique une belle teinte rouge.

Les plus anciennes observations vraiment dignes de ce nom concernant la substance rouge, remontent au physiologiste genevois Senebier (1). Il montra que dans le *Cyclamen*, l'épiderme des feuilles seul est coloré en rouge; mais il ne s'est pas rendu compte, pas plus d'ailleurs que de Saussure (2), qui quelques années après faisait assimiler des feuilles d'*Atriplex hortensis* var. *rubra*, de la nature de la matière colorante ni de son état dans les cellules.

Ch. Morren (3), en 1827, reconnut que dans la plupart des taches de l'*Orchis latifolia*, c'est encore l'épiderme seul qui est coloré. Il trouva en outre que la substance rouge, à cause de l'identité des réactions obtenues, devait être la même dans les macules des feuilles, de la tige, des bractées et des fleurs.

A cette époque, l'attention des botanistes et des chimistes se porta surtout sur la nature de la substance rouge. Le manque de connaissances précises sur l'anatomie des feuilles colorées et le mode d'apparition de cette substance, des expériences chimiques mal interprétées, conduisirent à formuler la célèbre théorie de la *Chromule*, qui fut en faveur dans la science pendant un certain temps.

En effet, Guibourt (4), en 1827, annonça que la substance rouge est un principe qui remplace la matière verte.

Macaire Princeps (5), en 1828, ayant trouvé que les feuilles jaunes en automne ne dégagent plus d'oxygène, admit que la matière jaune était de la chlorophylle oxygénée; et, comme dans un certain nombre de cas le rouge succède au jaune, il considéra la substance rouge comme un terme supérieur d'oxygénation de la matière verte. Il montra en

(1) Senebier, *Physiologie végétale*, dans *Encyclopédie méthodique*. Paris, 1791, article : COULEUR DES PLANTES.

(2) De Saussure, *Recherches chimiques sur la végétation*. Paris, 1804, p. 56.

(3) Ch. Morren, *Responsio ad questionem : Quæritur Orchidis latifoliæ descriptio botanica et anatomica*. Gand, 1827.

(4) Guibourt, *Journ. de Pharmacie*, 1827, p. 27.

(5) Macaire Princeps, *Sur la coloration automnale* (Soc. de Phys. de Genève, vol. IV, p. 50).

outre, ce qui confirmait le travail de Ch. Morren, que la matière rouge des bractées, des calices et celle des pétales de *Salvia splendens*, présentent les mêmes propriétés que la substance colorante des feuilles qui rougissent à l'automne.

Ayant trouvé de plus que les acides ramènent la matière verte des plantes au jaune, puis au rouge, alors que les alcalis font verdier les feuilles de Peuplier, qui jaunissent en octobre, et les feuilles rouges du Sumac, il conclut qu'il n'y avait dans les plantes qu'une seule matière colorante fondamentale, la *Chromule*, qui par son degré d'oxygénation devait déterminer toutes les autres couleurs.

Deux autres chimistes, Schübler et Funck (1), étaient aussi arrivés à cette conclusion. La théorie de la *Chromule* fut adoptée par de Candolle, qui la développa dans son *Traité de Physiologie végétale*; et, de là, elle passa dans tous les écrits des botanistes contemporains, Lindley, Agardt, Link, etc. Selon de Candolle, la chromule verte des feuilles tend au rouge par le jaune et l'orangé quand elle est plus oxydée, et l'ensemble des couleurs ainsi obtenues constitue la *série xanthique*; elle tend aussi au rouge par le bleu et le violet en perdant de l'oxygène : c'est la *série cyanique*.

Cette théorie fut d'ailleurs vite attaquée.

Berzélius avait isolé la matière colorante rouge des feuilles et montré qu'on la retrouve dans les fruits et dans un grand nombre de fleurs rouges; c'est lui qui nomma cette substance *érythrophylle*.

Alors en 1835, Marquart (2) prouva que l'érythrophylle est voisine du principe bleu des fleurs qu'il nomma *anthocyanine*, réservant le nom d'*anthoxanthine* pour la matière colorante jaune des pétales. Il combattit la théorie de l'oxydation de de Candolle, Schübler et Macaire, mais il arriva au même résultat en faisant dériver l'anthocyanine de la chlorophylle par soustraction de l'eau; on aurait eu alors

(1) Schübler et Funk, *Untersuchungen über die Farben der Blüten*. In-8°, Tübingen, 1825, p. 32.

(2) Marquart, *Ueber die Farben der Blüten*. Bonn, 1835.

une matière bleue qui se colorerait en rouge par les acides ou l'oxygène.

Selon Hope (1), la matière colorante rouge résulte de l'action d'un acide sur un principe incolore, le *chromogène*, source de toutes les couleurs des organes. Ce chromogène serait formé de deux principes, l'un qui produit le rouge sous l'influence des acides, l'*érythrogène*, et l'autre qui, en se combinant avec les alcalis, devient jaune ou vert, le *xanthogène*.

En 1854, Frémy et Cloëz (2) décelèrent dans les fleurs l'existence de quatre principes colorants : 1° la *cyanine*, substance bleue qui correspond à l'anthocyanine de Marquart ; 2° une autre *matière colorante rose*, qui n'est que de la cyanine virée au rose dans un acide ; 3° deux principes jaunes, l'un insoluble, la *xanthine* ; l'autre soluble, la *xanthéine*. Pour ces savants chimistes, les fleurs bleues ont un suc neutre et les fleurs et feuilles rouges un suc acide. L'érythrophylle de Berzélius peut être considérée comme un acide faible, et l'anthocyanine de Marquart, ou cyanine de Frémy et Cloëz, comme une combinaison de cet acide analogue au bleu de tournesol.

Quant à cette coloration verte obtenue par Macaire et Schübler en plongeant des feuilles rouges dans un alcali, elle n'a rien de commun avec la chlorophylle, comme Berzélius l'a montré.

D'ailleurs Martens (3), en 1855, expliqua cette coloration verte du suc cellulaire rouge sous l'influence des alcalis ; l'érythrophylle vire au bleu et se mélange avec un principe dissous que les alcalis font passer au jaune, et qui paraît identique à la xanthéine de Frémy ; le bleu et le jaune engendrent alors la coloration verte, mais dans le suc cellulaire seulement et indépendamment de la chlorophylle.

(1) Hope, *Institut*, 15 fév. 1837, p. 59.

(2) Frémy et Cloëz, *C. R. Acad.*, t. XXXIX, p. 194.

(3) Martens, *Nouv. rech.* (Bull. Acad. royale de Bruxelles, t. XXII, part. I, p. 155-157).

Ainsi, la substance rouge ne dérive nullement de la chlorophylle, comme le voulait la théorie de la *Chromule*. Les anatomistes étaient aussi arrivés à cette conclusion.

C'est Mohl (1) qui le premier montra que la matière rouge se forme en dehors de la matière verte. On la voit en effet dans des cellules où il n'y a jamais eu de chlorophylle, comme dans l'épiderme par exemple; quand, dans les jeunes feuilles d'un bouton, la chlorophylle disparaît et la substance rouge se forme, ces deux phénomènes sont entièrement distincts; enfin, en agissant par l'acide sulfurique sur la partie inférieure des feuilles de *Sempervivum tectorum*, cette partie qui était incolore devient rouge, et il est facile de reconnaître que c'est le suc cellulaire qui s'est coloré.

En 1855, Kützing (2) observa que la substance rouge ou bleue ne colore pas le protoplasme dans les baies d'*Actæa spicata* et dans les cellules des étamines de *Tradescantia virginica*.

En 1857, Chevreul (3) montra que dans les taches foliaires de *Pelargonium zonale*, la couleur brune est due à la présence dans le suc cellulaire d'une substance rouge qui, une fois isolée, laisse aux feuilles la teinte verte normale.

Ed. Morren (4), en 1858, étudia anatomiquement un grand nombre de plantes rouges, et put formuler la conclusion suivante qui est l'expression parfaite de la réalité : « L'observation prouve que partout dans les feuilles rouges, dans les fruits et dans les fleurs, l'érythrophyllle se forme directement, soit dans les cellules où il n'a jamais existé de chlorophylle, soit en laissant celle-ci intacte à côté d'elle. Dans les feuilles rougies à l'automne, alors qu'une apparence trompeuse et une observation superficielle peuvent induire

(1) Mohl, *Recherches sur la coloration hibernale des feuilles* (Ann. Sc. nat., 2^e série, t. IX. Trad. de Buchinger).

(2) Kützing, *Anat. und Phys. d. Pflanzen*, 1855, p. 109.

(3) Chevreul, *Explication de la zone brune des feuilles du Geranium zonale* (C. R. Acad., XLV, p. 397).

(4) Ed. Morren, *Dissert. inaug. sur les feuilles vertes et colorées*. Gand, 1858.

en erreur, la matière colorante rouge se forme pendant que la chlorophylle jaunit et disparaît, mais ces deux phénomènes sont indépendants. » Il montra, lui aussi, que la substance rouge est dans le suc cellulaire, et qu'elle ne peut altérer les chloroleucites, qui sont, eux, dans le protoplasme.

Par quelles actions chimiques la substance rouge prend-elle naissance ? On ne le sait pas bien encore à l'heure actuelle.

Pick (1) admet, comme Hope, l'existence d'un chromogène dans le suc cellulaire. Ce chromogène serait du groupe des tanins. Tout récemment, Overton a publié dans *Nature*, les résultats d'un travail sur le rougissement automnal ; pour cet auteur, l'anthocyanine serait un glucoside résultant de la combinaison de sucres en excès avec les tanins du suc cellulaire.

Il faudrait ajouter, pour être complet sur cette question de la coloration, qu'à la suite des travaux de Verdeil (2), qui prétendait avoir trouvé du fer dans la chlorophylle, on rapprocha cette substance de l'hémoglobine et on édifia une nouvelle théorie sur la chromurgie des plantes. Raspail (3) regardait la chlorophylle comme un « caméléon végétal », « une combinaison de potasse qui abonde dans la sève et du manganèse que l'on retrouve dans les surfaces, ou du fer qui dans certains cas serait succédané du manganèse, combinaison qui, dans nos laboratoires, passe par toutes les nuances possibles du spectre solaire sous l'influence variée de l'oxygénation ». Les recherches de Gris concernant l'influence des sels de fer sur la formation de la chlorophylle, donnèrent à cette théorie un moment de force. On était d'ailleurs porté à croire, par suite des expériences de Lémery,

(1) Pick, *Ueber die Bedeutung des rothen farbstoffes bei den Phanerogamen und die Beziehungen desselben zur Stärkewanderung* (Bot. Central., t. XVI, 1883, p. 281, 314, 343, 375).

(2) Verdeil, *Recherches sur la matière colorante verte des plantes et sur la matière colorante rouge du sang* (C. R. Acad., 22 déc. 1851).

(3) Raspail, *Nouv. système de Phys. végét.*, p. 273.

de Geoffroy, de Menghini, que le fer jouait un grand rôle dans la coloration des êtres. Bien avant Raspail, Haüy avait dit : « Lorsque la nature prend le pinceau, c'est toujours le fer qui garnit sa palette. » Mais ce qui est en partie vrai pour les minéraux, ne l'est pas forcément pour les animaux et les plantes. De nombreuses matières colorantes organiques ne contiennent pas de fer ; d'ailleurs Brande (1), Vauquelin (2), Schérer (3), Mulder et van Goudæver (4), prouvèrent que ce n'est pas le fer qui communique à l'hémoglobine sa coloration rouge, et plus tard Armand Gautier et Hoppe-Seyler (5) montrèrent que ce métal n'existe pas dans la molécule chlorophyllienne.

Je donnerai plus loin quelques indications sur les propriétés physiologiques de la substance rouge et sur sa signification biologique, bien que cette dernière question ne rentre que très accessoirement dans le cadre de ce travail. Au reste, en ce qui concerne le rôle de l'anthocyanine, je puis dire dès maintenant que la plupart des biologistes qui en ont parlé ont plutôt émis des considérations téléologiques qu'ils n'ont fourni d'explication véritable.

b. *Influence de la substance rouge sur le verdissement et la décomposition de l'acide carbonique.* — Dans les expériences d'assimilation que j'ai exécutées sur les plantes rouges, j'ai été amené à étudier anatomiquement un grand nombre de variétés. Très souvent j'ai été frappé de ce fait que dans les cellules dépourvues d'anthocyanine, et aussi dans celles dont le principe colorant s'était diffusé dans l'eau de la préparation, les chloroleucites apparaissaient avec une teinte verte peu prononcée, tirant parfois sur le jaune comme dans le *Prunus Pissardi* en été et certains *Coleus*, alors que dans

(1) Brande, *Ann. de Chimie*, XCIV, p. 32.

(2) Vauquelin, *Ann. de Chim. et de Phys.*, t. I, p. 9.

(3) Schérer, *Ann. d. Chem. und Pharm.*, XL, 1.

(4) Mulder et Van Goudæver, *Milne-Edwards, Leçons de Physiol.*, t. I, p. 179.

(5) *Loc. cit.*

les variétés ou espèces voisines qui ne sont pas rouges, ces leucites étaient d'un vert plus intense.

A quoi cela tient-il ? Dans le précédent chapitre, j'ai signalé un certain nombre de plantes vertes qui, bien que très voisines, diffèrent entre elles par l'intensité de coloration de leur feuillage. Or, j'ai montré que dans bien des cas cette différence de teinte a sa source dans celle des chloroleucites eux-mêmes.

Sommes-nous en présence d'un fait analogue chez les plantes rouges ; autrement dit, la faible coloration des chloroleucites tient-elle à la nature même de ces plantes ?

Si l'hésitation n'est pas possible pour les plantes vertes, il n'en est plus de même *a priori* pour les plantes rouges. On peut se demander, en effet, si l'anthocyanine ne gêne pas le verdissement.

Pick (1) a montré que cette substance absorbe, dans la lumière blanche notamment, tous les rayons jaunes et une partie des rayons verts, depuis la raie D ($\lambda = 0,59$) jusqu'à la raie b ($\lambda = 0,52$).

Engelmann (2), avec sa méthode microspectroscopique, a trouvé soit une bande d'absorption dans le jaune et le vert et limitée par les longueurs d'onde $\lambda = 0,59$ et $\lambda = 0,50$ (*Lobelia*, *Cissus*), soit trois bandes dont la première très foncée entre $\lambda = 0,600$ et $\lambda = 0,575$, la seconde moins foncée entre $\lambda = 0,588$ et $\lambda = 0,533$, et la troisième très faible entre $\lambda = 0,520$ et $\lambda = 0,495$ (*Tradescantia zebrina*, *T. discolor* ; *Erythrotres Beddomei*).

Kraus (3) avait déjà obtenu ces résultats pour le *Tradescantia*, sauf qu'il n'avait pas vu la troisième bande.

On remarquera que les radiations absorbées sont précisément celles qui favorisent le plus le verdissement (Gardner, Guillemain, Sachs, Wiesner). La courbe qui figure l'influence de la réfrangibilité sur ce dernier phénomène a son

(1) Pick, *loc. cit.*

(2) Engelmann, *loc. cit.*

(3) Kraus, *Zur Kenntniss d. Chloroph. u. s. w.* Stuttgart, 1872.

maximum de hauteur dans le jaune, un peu à droite de la raie D dont la longueur d'onde est $\lambda = 0,589$; cette courbe s'abaisse brusquement ensuite dans les deux moitiés du spectre. — On peut donc se demander si la lumière blanche dépouillée de ses rayons les plus actifs est capable de provoquer un verdissement aussi intense dans les feuilles rouges que dans les feuilles vertes.

J'ai cherché à résoudre cette question expérimentalement. A cet effet, j'ai eu recours à un procédé analogue à celui qui a été employé par Kny (1) pour mettre en évidence le rôle protecteur de l'anthocyanine contre la destruction de la chlorophylle, et par Pick (2), pour démontrer que cette substance favorise la migration de l'amidon.

J'ai extrait la matière colorante des feuilles de la Betterave rouge ; et, après l'avoir étendue d'eau distillée de façon que la concentration soit faible, j'en ai rempli une auge en verre à faces parallèles ; la solution, très transparente, d'un beau rouge pâle, se trouvait ainsi sous une épaisseur de 2 centimètres environ. Une autre auge semblable à la première fut remplie d'eau pure, et toutes deux furent placées dans une boîte en bois à deux compartiments séparés par une cloison verticale, de façon à former une face laissant passer la lumière (fig. 3). Cette

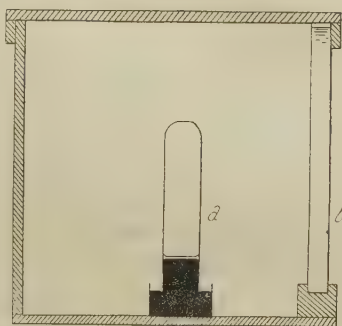


Fig. 3. — Coupe transversale de la caisse employée dans les expériences sur les propriétés de la substance rouge. — *a*, éprouvette ou plante étiolée ; *b*, auge en verre contenant la substance rouge.

boîte était dans une serre exposée à une lumière très diffuse. Deux plants de Maïs étiolés furent placés, l'un derrière l'auge à liquide coloré, l'autre derrière l'auge à eau distillée ; un troisième plant de Maïs se trouvait à côté de la boîte

(1) Kny, *Zur physiologischen Bedeutung des Anthocyans* (Estratto dagli Atti del Congresso Bot. Internat. di Genova, 1892).

(2) Pick, *loc. cit.*

servant de témoin. Au bout de deux jours, ce dernier plant était d'un vert intense; celui qui se trouvait derrière l'eau distillée était vert également, mais avec une teinte un peu moins foncée; derrière le liquide rouge, le verdissement avait été extrêmement faible; or la disposition de l'expérience montre que la cause de cette différence doit être recherchée uniquement dans l'absorption de radiations par l'anthocyanine (Pl. III et IV, fig. 6a et 6b).

Mais l'auge à liquide rouge examinée au spectroscope absorbait complètement le jaune et le vert, et assez fortement le bleu et le violet; le rouge seul passait assez bien. On comprend alors pourquoi le verdissement derrière cette auge a été si peu intense.

Or, d'après les recherches de Pick et surtout celles d'Engelmann faites sur les cellules rouges elles-mêmes, il résulte que dans la moitié droite du spectre, l'absorption est très faible. Par conséquent, le liquide que j'ai employé, à cause de la grande épaisseur traversée, n'était pas assez dilué. J'ai alors ajouté de l'eau distillée de façon que le spectre d'absorption soit sensiblement le même que celui qui a été observé par Engelmann; mais dans ce cas, la différence de verdissement derrière les deux auges fut à peine sensible.

On ne peut donc pas dire que dans les feuilles l'absorption de certaines radiations par l'anthocyanine nuise d'une manière appréciable à la formation de la matière verte.

D'ailleurs, quand l'épiderme seul est coloré, on est très souvent en présence d'un parenchyme aussi riche en chlorophylle que celui des feuilles appartenant aux variétés vertes (Arroche rouge, Hêtre pourpre, certains Coleus, etc.).

Passons maintenant à l'influence directe de la substance rouge sur la fonction chlorophyllienne.

Pick, Engelmann, Stahl (1) ont insisté beaucoup sur ce fait que le spectre d'absorption de l'anthocyanine est sensi-

(1) Stahl, *Ueber die bunten Laubblätter* (Ann. du Jard. botan. de Buitenzorg, vol. XIII, 2, p. 137-216, m. 2 Taf. Analyse par Kienitz-Gerloff in Bot. Zeit., 1896).

blement complémentaire de celui de la chlorophylle et que, par conséquent, dans les feuilles, la matière rouge ne peut nullement affaiblir l'énergie assimilatrice. Il faut pourtant remarquer qu'entre la raie D et la raie *b* se trouvent les radiations qui correspondent aux bandes III et IV de la chlorophylle; or ces radiations sont absorbées par l'anthocyanine ainsi qu'une partie de celles qui produisent les trois larges bandes dans la moitié la plus réfrangible du spectre. On ne peut donc nier *a priori* que la substance rouge ne doive se montrer dans une certaine mesure défavorable à la fonction chlorophyllienne.

Mais, d'autre part, Pick admet que la substance rouge favorise la migration de l'amidon formé dans les feuilles en absorbant les rayons de lumière blanche qui s'y opposent; or on sait, d'après Sachs et Saposchnikoff, que quand l'amidon reste en place, l'assimilation s'arrête; il en résulterait que l'anthocyanine doit favoriser indirectement de ce chef la décomposition de l'acide carbonique.

Stahl est arrivé à la même conclusion; mais, pour lui, la migration de l'amidon se trouverait favorisée grâce à la chaleur provenant des radiations absorbées par l'anthocyanine. Il a montré par des recherches thermo-électriques et par des expériences de fusion d'un enduit gras appliqué sur les feuilles, que les parties rouges absorbent plus de chaleur que les parties vertes. Kny a obtenu le même résultat; ainsi, en plaçant dans un flacon à glaces parallèles des feuilles rouges, et dans un autre des feuilles vertes, et en exposant le tout à la lumière blanche dépouillée de ses rayons calorifiques par une dissolution d'alun, on voit que le thermomètre plongé dans la masse de feuilles rouges marque par exemple 4 degrés de plus que celui qui est entouré de feuilles vertes.

Et maintenant, au sujet de cette action favorable ou défavorable de l'anthocyanine sur l'assimilation, consultons l'expérience directe.

Je me suis servi à cet effet de la caisse à deux comparti-

ments dont il a été question plus haut. Une auge était remplie du liquide rouge extrait des feuilles d'*Achyranthes*; une autre ne contenait que de l'eau distillée. Deux feuilles de Troëne, aussi identiques que possible, étaient mises à assimiler dans deux éprouvettes renfermant le même air chargé d'acide carbonique. L'une de ces éprouvettes fut placée derrière le liquide rouge et l'autre derrière l'eau distillée.

Dans une première expérience, après quatre heures d'exposition à la lumière diffuse, la feuille placée derrière le liquide rouge dégagea 2^{cc},550 d'oxygène, et l'autre 5^{cc},58; ce qui donne comme rapport d'assimilation : $\frac{2,55}{5,58} = 0,46$.

Or, au spectroscope, comme dans l'expérience sur le verdissement, l'auge à liquide coloré éteignait le jaune et le vert et assez fortement le bleu et le violet.

En ajoutant au liquide son volume d'eau distillée, le rapport d'assimilation devint 0,62; en faisant la même opération pour le second liquide, j'obtins comme rapport 0,75. Au spectroscope l'absorption était cette fois localisée surtout dans le jaune et le vert.

Il paraît donc acquis que, *par la radiation qu'elle absorbe, la substance rouge des feuilles ne peut que nuire à l'assimilation.*

Mais cette action nuisible variera avec l'intensité de coloration des cellules à anthocyanine, le nombre de ces dernières et leur répartition. Il ne faut pas oublier que presque toujours, quand l'épiderme est coloré, il y a des groupes plus ou moins importants de cellules qui sont dépourvus de substance rouge; il en est d'ailleurs de même pour le parenchyme.

C'est précisément pour apprécier l'importance de cette action nuisible que je me suis proposé de comparer l'énergie assimilatrice des feuilles rouges à celle des feuilles vertes de la même espèce.

c. L'énergie assimilatrice des feuilles rouges. — Je ne m'oc-

cuperaï ici que des feuilles qui présentent d'une façon normale des teintes rouges dans tout le cours de leur développement. J'examinerai à part les cas de rougissement qui se produisent régulièrement ou accidentellement chez certaines plantes au printemps ou à l'automne.

De Saussure (1) est le premier expérimentateur qui se soit occupé de l'assimilation des feuilles rouges. Selon lui, s'il est vrai, comme l'a montré Senebier, que les parties non vertes telles que le bois, les racines, la plupart des pétales, les panachures blanches des feuilles et les feuilles devenues jaunes ou rouges en automne, ne dégagent pas d'oxygène à la lumière, il ne faut pas en inférer que la couleur verte soit un caractère essentiel aux parties qui décomposent l'acide carbonique, ni un résultat nécessaire de cette décomposition ; car, ajoute-t-il, la variété rouge de l'*Atriplex hortensis* lui a fourni sous l'eau de source, dans l'espace de cinq ou six heures, sept ou huit fois son volume de gaz oxygène, la variété verte lui ayant donné un résultat identique.

De Candolle (2) a vu que l'*Ulva purpurea*, une Algue rouge, dégage de l'oxygène à la lumière.

Aug. Morren (3) a observé le même phénomène pour la Palmelle rouge.

Mais de Saussure et de Candolle voyaient dans la substance rouge ou jaune la cause du phénomène assimilateur, de même que dans la matière verte.

Mohl (4), le premier, a montré que les plantes, quoique rouges, possèdent de la chlorophylle tout à fait semblable à celle des feuilles vertes, mais masquée par l'anthocyanine. Il a été amené à penser alors que les échanges gazeux chez les plantes rouges confirment les rapports qui unissent la chlorophylle au dégagement d'oxygène.

(1) De Saussure, *Recherches chimiques sur la végétation*, p. 56.

(2) De Candolle, *Physiol. végét.*, t. I, p. 119.

(3) Aug. Morren, *Recherches sur l'influence de la lumière*, 1836.

(4) *Loc. cit.*

Cloez (1) combattit à nouveau l'interprétation de de Saussure qui avait été reprise par Corenwinder (2). Il montra que l'Arroche rouge est très riche en chlorophylle. De plus, en expérimentant sur les parties rouges et les parties jaunes des feuilles d'*Amaranthus tricolor* qui ne renferment pas de chlorophylle, il n'a pas trouvé de dégagement d'oxygène, alors que ce gaz était produit en abondance avec les parties vertes de la même feuille. Si donc une feuille rouge ou jaune décompose l'acide carbonique, cela ne tient pas à sa couleur, mais à ce qu'elle renferme de la chlorophylle, dont la teinte est masquée par un principe colorant supplémentaire dissous dans le suc cellulaire.

En 1890, M. Jumelle (3) songea à comparer l'assimilation chlorophyllienne des arbres à feuilles rouges avec celle de leurs congénères à feuilles vertes. En rapportant les quantités d'acide carbonique décomposé par de jeunes arbres à l'unité de poids sec des feuilles, il trouva que dans les variétés rouges ou cuivrées, l'assimilation est toujours plus faible que dans les espèces correspondantes à feuillage vert, et que les différences d'intensité peuvent être assez grandes. Ainsi, par exemple, le Hêtre cuivré, le Sycomore pourpre assimilent six fois moins, toutes conditions égales d'ailleurs, que le Hêtre et le Sycomore ordinaires. M. Jumelle ajoute que ces faits expliquent pourquoi les arbres à feuilles rouges ont un accroissement beaucoup moins rapide que les mêmes arbres à feuilles vertes. Toutefois il n'étudie pas anatomiquement les feuilles ayant servi aux expériences et il ne cherche pas la raison de cet affaiblissement de la fonction chlorophyllienne.

Enfin, en 1894, M. Jönsson (4) montra que la coloration rouge, très accentuée chez les Muscinées développées à la lumière, a pour effet de retarder beaucoup la respiration et

(1) Cloez, *C. R. Acad.*, 16 nov. 1863.

(2) Corenwinder, *C. R. Acad.*, t. LVII, p. 266, et Note, p. 915.

(3) Jumelle, *C. R. Acad.*, 1^{er} sept. 1890.

(4) Jönsson, *C. R. Acad.*, t. CXIX, p. 440.

l'assimilation. En rapportant au poids sec, l'auteur a trouvé des rapports d'assimilation voisins de 0,70. Mais chez les Mousses ce sont les membranes qui se colorent en rouge et le contenu protoplasmique est lui-même modifié.

J'ai repris cette question de l'assimilation comparée des feuilles rouges et des feuilles vertes, mais en rapportant les quantités d'oxygène dégagé à l'unité de surface. J'ai examiné en outre la structure anatomique de chaque feuille et j'ai fait porter mes expériences sur un grand nombre de plantes ligneuses et herbacées.

Arroche (*Atriplex hortensis*). — Deux feuilles de même surface, l'une de la variété rouge d'*Atriplex hortensis*, l'autre d'Arroche blonde, ont dégagé, exposées pendant une heure à la lumière directe du soleil et dans une atmosphère contenant 8,01 p. 100 d'acide carbonique, la première, 5,52 p. 100 d'oxygène et la seconde 5,47. Il y a donc égalité d'énergie assimilatrice entre les deux variétés, ainsi que l'avait d'ailleurs montré déjà de Saussure.

Les deux feuilles ont la même épaisseur ; on rencontre même de temps en temps des feuilles rouges plus épaisses que des feuilles vertes, ce qui est assez fréquent aussi chez le Hêtre. L'anthocyanine n'existe que dans les deux épidermes ; quelques cellules du parenchyme lacuneux en contiennent, mais on n'en trouve jamais dans le parenchyme en palissade et l'épiderme supérieur est très peu coloré ; enfin le tiers environ des cellules épidermiques ne renferme pas d'anthocyanine. Quant aux chloroleucites ils sont aussi nombreux, aussi gros et aussi verts dans les deux variétés. La substance rouge n'exerce donc chez l'*Atriplex* aucune action sensible ni sur le verdissement ni sur l'assimilation.

Épine-Vinette (*Berberis vulgaris*). — La variété rouge a des feuilles identiques comme structure à celles de la variété verte ; il n'y a pas non plus de différence à signaler dans les chloroleucites. La substance rouge se rencontre par plages

souvent assez éloignées dans l'assise palissadique ; ces plages ont une teinte très pâle.

Or l'énergie assimilatrice est la même dans la variété rouge et dans la variété verte.

Épipacte (*Epipactis latifolia*). — Cette Orchidée a la partie inférieure de sa tige colorée en violet ; l'anthocyanine n'existe que dans l'épiderme. Sous ce dernier se trouve un parenchyme chlorophyllien. Si on compare un segment de tige pourvu de substance rouge avec un segment d'une autre tige restée verte, on trouve qu'à surface égale l'assimilation est la même.

Hêtre (*Fagus silvatica*). — Cette plante présente deux variétés rouges : *Fagus silvatica* var. *purpurea* ou Hêtre pourpre, et *Fagus silvatica* var. *cuprea* ou Hêtre cuivré. En comparant la variété pourpre au Hêtre ordinaire, j'ai obtenu des rapports d'assimilation voisins de 1 et quelquefois même supérieurs à 1 (1). Or la structure est identique dans les deux

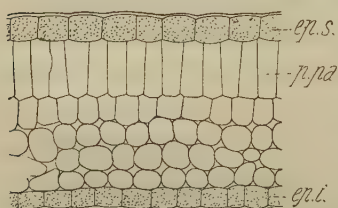


Fig. 4. — *Hêtre pourpre*. — L'épiderme seul renferme de la substance rouge. — Mêmes lettres que précédemment.

plantes ; les chloroleucites sont aussi nombreux et présentent les mêmes dimensions et la même intensité de coloration. Il n'y a d'anthocyanine que dans les deux épidermes, et encore la moitié des cellules en est dépourvue (fig. 4). Les rapports d'assimilation dépendent donc uniquement de l'épaisseur du méso-

phylle et de son degré de différenciation. Quand j'ai trouvé des nombres supérieurs à 1, c'est que la feuille rouge était plus épaisse que la feuille verte.

Avec le Hêtre cuivré, le rapport s'est abaissé à 0,60, mais dans ce cas la feuille verte a un mésophylle plus épais (94 μ .

(1) C'est toujours l'énergie assimilatrice de la feuille verte qui est prise comme unité dans le cours de ce chapitre.

au lieu de 81); son parenchyme en palissade est proportionnellement plus développé (40 μ . au lieu de 30) et les chloroleucites sont plus gros et plus verts. L'anthocyanine, chez le Hêtre cuivré, est encore localisée dans l'épiderme; elle n'a évidemment pas plus dans cette variété que dans le Hêtre pourpre, d'influence sur le verdissement et la décomposition du gaz carbonique; c'est à la nature de la plante seule qu'il faut attribuer la structure moins différenciée de la feuille et la plus faible coloration des chloroleucites.

Les rapports d'assimilation trouvés par M. Jumelle ont été de 0,93 avec le Hêtre pourpre et de 0,17 seulement avec le Hêtre cuivré.

Betterave (*Beta vulgaris*). — La comparaison entre la variété rouge et la variété verte présente d'assez grandes difficultés à cause des feuilles cloquées inégalement et dont on ne peut évaluer la surface avec certitude, et aussi parce que ces feuilles ne sont pas souvent, en raison de leur mode d'évolution, dans des états physiologiques identiques.

Si j'ajoute que l'épaisseur des feuilles est très variable, on comprendra que j'aie pu trouver des résultats fort différents.

Ainsi, dans une première expérience, le rapport d'assimilation s'est élevé à 0,93; dans une seconde il a été de 0,65 et dans une troisième de 0,90; mais dans deux autres il s'est abaissé à 0,40 et 0,35.

Les rapports les plus élevés correspondent à des feuilles rouges plus épaisses que les feuilles vertes (442 μ . contre 337). Quant aux nombres 0,35 et 0,40 ils ont été obtenus avec des feuilles ayant la même épaisseur.

La structure du mésophylle est identique dans les variétés rouges et dans celles qui sont vertes. Mais dans les premières les chloroleucites, qui parfois même sont plus nombreux, sont toujours plus pâles et à granulations incolores peu apparentes.

L'anthocyanine est très abondante; on la rencontre par places dans tout le mésophylle.

Prunier (*Prunus Pissardi*). — J'ai comparé pendant le mois d'Août cette espèce au *P. Myrobolana*. Les deux feuilles sont absolument identiques comme structure. Mais,

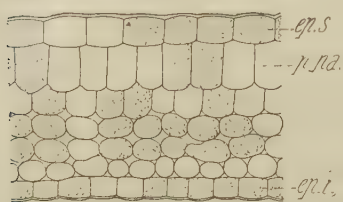


Fig. 5. — *Prunus Pissardi*. — Les cellules en pointillé renferment de la substance rouge. — Mêmes lettres que précédemment.

dans l'espèce à feuilles rouges, les chloroleucites sont moins nombreux et surtout moins verts ; ils ont même une teinte un peu jaunâtre, voisine de celle que nous observerons plus loin chez certaines variétés de *Coleus*. La substance rouge se rencontre par plages dans l'épiderme et le mésophylle (fig. 5). Aussi les rapports d'assimilation dans les différentes expériences n'ont-ils pas dépassé 0,25, chiffre le plus souvent trouvé.

M. Jumelle donne comme rapport 0,77 ; mais on se rappelle qu'il expérimentait sur de jeunes arbres entiers et qu'il rapportait à l'unité de poids sec. De plus, il a comparé le *P. Pissardi* au *P. domestica*, dont les feuilles sont très différentes comme structure de celles de la variété rouge.

On sait que le *P. Pissardi* n'est, comme le *P. Myrobolana*, qu'une variété du *P. divaricata*.

Erable Sycomore (*Acer pseudo-Platanus*). — La variété rouge de cette plante ne contient d'anthocyanine que dans l'épiderme inférieur ; les chloroleucites sont plus jaunâtres que dans l'espèce verte ; aussi la feuille, à sa partie supérieure, est-elle d'un vert moins frais ; ajoutons que le mésophylle est aussi un peu moins épais. Le rapport d'assimilation est d'environ 0,60 (0,17 selon M. Jumelle). Or l'anthocyanine se trouvant dans l'épiderme inférieur n'a pu nuire au verdissement et à la décomposition de l'acide carbonique dans le parenchyme en palissade.

Bouleau (*Betula alba*). — La variété rouge que j'ai étudiée avait un mésophylle plus épais que dans la variété verte (159 μ au lieu de 121). Mais le tissu palissadique et le parenchyme

lacuneux étaient développés suivant la même proportion dans les deux cas. La feuille rouge eût donc dû assimiler davantage que la verte ; mais ses chloroleucites, quoique de même dimension, étaient d'un vert jaunâtre, et c'est ce qui explique la faiblesse du rapport d'assimilation qui est de 0,62 environ (0,33 d'après M. Jumelle). Cette fois, c'était l'épiderme supérieur seul qui renfermait de l'anthocyanine.

Coudrier (*Corylus Avellana*). — Le rapport d'assimilation est le même que dans le Bouleau et le Sycomore, 0,61 en moyenne. L'anthocyanine se rencontre dans les deux épidermes ; sa teinte est plus foncée que dans le Bouleau, et les chloroleucites de la variété pourpre sont moins jaunâtres ; mais le mésophylle est moins épais que dans la variété verte et le tissu palissadique est proportionnellement moins développé.

Balisier (*Canna*). — Les Cannas cultivés dans les jardins présentent de nombreuses variétés rouges, ainsi que des variétés vertes, dont les unes sont à feuillage foncé, bleuâtre, et les autres, d'un vert pâle.

Les feuilles vertes et rouges que j'ai comparées avaient la même structure. Dans les feuilles rouges, qui ne possèdent d'anthocyanine que dans l'épiderme, les chloroleucites sont aussi nombreux et aussi gros que dans celles des variétés vertes, mais leur teinte est moins foncée et leurs granulations incolores, plus apparentes. Les rapports d'assimilation ont varié entre 0,55 et 0,65.

Dans les Cannas et le Coudrier on peut donc encore expliquer les résultats obtenus, sans faire intervenir la substance rouge.

Achyranthe (*Achyranthes*). — Cette plante herbacée est d'un rouge très foncé, ce qui rend son emploi fréquent en mosaïciculture. N'ayant malheureusement pas à ma disposition de variétés vertes, je n'ai pu la comparer qu'à l'*Amaranthus retroflexus*.

Or, il n'existait aucune différence dans la teinte des chloroleucites, bien que l'anthocyanine fût répandue chez l'Achyranthe, dans un très grand nombre de cellules. Il est vrai que chez l'*Amaranthus* les feuilles sont d'un vert pâle ; mais dans cette espèce, les feuilles sont moins épaisses, les cellules palissadiques très étroites et pauvres en chloroleucites ; alors le rapport d'assimilation a été supérieur à l'unité (1,40 environ). C'est la feuille rouge qui assimile le plus.

Gouet (*Arum maculatum*). — On sait que les feuilles de cette plante présentent très souvent des taches noires d'une certaine étendue. J'ai découpé de petits carrés de 1 centimètre de côté dans ces macules et dans les parties avoisinantes restées vertes.

En comparant les dégagements d'oxygène de ces fragments de feuilles, j'ai obtenu comme rapports des nombres compris entre 0,67 et 0,70.

Mais, dans les parties tachées, les cellules palissadiques sont moins allongées que dans les parties vertes (90 μ au lieu de 120) et le mésophylle tout entier est moins épais ; les chloroleucites sont moins gros et un peu moins verts, surtout

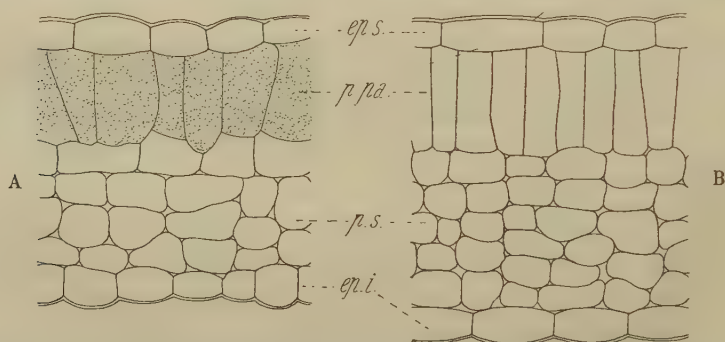


Fig. 6 et 7. — *Arum maculatum*. — A, Partie tachée ; B, partie verte. Les cellules, mêmes lettres que précédemment.

dans l'assise en palissade, qui seule, contient l'anthocyanine (fig. 6 et 7).

Pelargone (*Pelargonium*). — J'ai fait la même expérience sur des variétés de *Pelargonium* qui ont des bandes brunes sur les feuilles. Mais ici les rapports d'assimilation ont été plus élevés (0,77 à 0,80). Les parties tachées présentent encore de la substance rouge dans l'assise palissadique et les chloroleucites sont moins verts que dans le reste de la feuille ; mais la structure est la même, ce qui explique que les rapports d'assimilation soient plus élevés que chez l'*Arum*.

Laitues et Romaines (*Lactuca sativa*). — Des variétés de Laitues, dites brunes, possèdent de l'anthocyanine dans les deux épidermes et aussi dans un certain nombre de cellules des assises sous-épidermiques. En comparant des Laitues brunes et des Laitues vertes qui ont la même structure, on trouve, comme rapports d'assimilation, 0,80.

Si l'on compare ces mêmes Laitues colorées à des Romaines vertes dont le mésophylle est plus épais, le rapport s'abaisse à 0,65. Or, dans les variétés colorées, les chloroleucites sont moins gros et moins verts.

Les différences d'énergie assimilatrice s'expliquent donc chez ces plantes, de même que chez le *Pelargonium* et l'*Arum*, sans que l'on puisse attribuer à l'anthocyanine une influence sensible sur la décomposition de l'acide carbonique.

Colée (*Coleus*). — Les variétés de *Coleus* sont, comme nous le verrons, fort intéressantes à étudier. Mon attention s'est portée plus particulièrement sur trois d'entre elles.

1° *Coleus Bruanti*, à feuilles très foncées, vertes et rouges en dessus, et d'un vert pâle en dessous.

2° Var. *Hippolyte Jamin*, à feuilles moins foncées, vertes et jaunes en dessus, jaunâtres en dessous.

3° *Coleus Verschaffeltii*, à feuilles entièrement rouge marron en dessus, et rouge violacé en dessous.

Or, la seconde variété assimile six fois moins, et la troi-

sième sept fois moins que la première. Les différences d'énergie assimilatrice sont donc très grandes.

Pourtant les feuilles ont à peu près la même structure. L'anthocyanine ne se rencontre que dans l'épiderme, et nous savons déjà par de nombreux exemples que, dans ce cas surtout, elle ne joue aucun rôle nuisible appréciable dans le verdissement ni dans l'assimilation.

Mais le *Coleus Bruanti* a sous l'épiderme coloré des chloroleucites très verts et il assimile beaucoup. Dans les deux autres variétés ces leucites sont très pâles; leur teinte est même d'un jaune ochracé dans la variété *Hippolyte Jamin*; ils sont en outre, moins nombreux.

Il y a des variétés dans lesquelles les taches rouges sont transparentes; les cellules du mésophylle sous-jacent sont alors dépourvues de matière verte. Inutile de dire que ces régions ne décomposent pas l'acide carbonique et affaiblissent d'autant l'énergie assimilatrice de la feuille entière.

Cloëz (1) a signalé des faits analogues chez l'*Amaranthus tricolor*, dont les feuilles sont panachées de vert, de jaune et de rouge; les parties vertes seules dégagent de l'oxygène à la lumière; les autres, qui ne contiennent pas de chlorophylle, ne peuvent qu'émettre de l'acide carbonique. Quant à l'*Amaranthus caudatus*, qui a les trois couleurs verte, jaune et rouge mélangées, ses feuilles décomposent l'acide carbonique, mais avec moins d'énergie que les feuilles vertes.

Observations sur les expériences précédentes. — Les résultats qui viennent d'être exposés s'éloignent parfois notablement, comme on a pu le voir, de ceux trouvés par M. Jumelle.

Il y a à cela plusieurs raisons :

1° M. Jumelle a rapporté les échanges gazeux au poids sec des feuilles, et non à leur surface; on comprend alors

(1) Cloëz, *loc. cit.*

qu'avec des bases de comparaison aussi différentes, — et elles le sont d'autant plus que les structures des feuilles sont moins voisines, — les résultats ne soient pas identiques. Ainsi des feuilles de même surface du *Prunus Myrobolana* et du *Prunus Pissardi* ont les mêmes poids secs, mais il n'en est pas de même pour cette dernière espèce et le *P. domestica* employé par M. Jumelle. Le poids sec d'une feuille de *P. Myrobolana* ou de *P. Pissardi* étant dans un cas de 40 milligrammes, celui d'une feuille de *P. domestica* s'élevait à 70 milligrammes. Or, il n'y a nullement proportionnalité directe entre le poids sec et l'énergie assimilatrice.

2° M. Jumelle, il est vrai, a opéré sur de *jeunes plants*, et il lui était difficile de calculer la surface de toutes les feuilles.

L'emploi de ces jeunes plants est aussi une cause de différence notable. J'ai remarqué en effet que la quantité de chlorophylle et la répartition de la substance rouge varient plus ou moins avec l'âge de la plante et des feuilles. Il est en outre difficile d'obtenir des plants ayant des feuillages bien comparables comme importance et qui soient dans le même état physiologique, et on ne peut, en tout cas, répéter facilement les expériences sur un grand nombre de pieds différents.

D'ailleurs, même en opérant sur des feuilles aussi comparables que possible de plantes adultes, on peut trouver des résultats notablement divergents. J'ai observé, sur le *Prunus Pissardi* par exemple, qu'un rapport trouvé en Septembre, n'est pas le même que celui obtenu en Juillet ; faible en été, il tend à se rapprocher de l'unité au commencement et à la fin de la végétation. Cela tient aux variations de la respiration et de l'assimilation avec l'âge et aussi aux changements survenus dans la coloration des chloroleucites ; ainsi, en Mai ou Juin, les feuilles adultes du *Prunus Pissardi* ont des chlorolencites aussi verts que ceux du *Prunus Myrobolana*, ce qui montre bien, disons-le en passant, que la substance rouge ne gêne pas le verdissement ; ces feuilles sont alors d'un rouge moins franc qu'en été et les rapports d'as-

similation sont voisins de 0,90 ; en Septembre, ces rapports sont de 0,70 environ. Il est donc nécessaire d'étudier chaque fois, anatomiquement, les feuilles mises en expérience.

3° Il est possible enfin que les intensités lumineuses auxquelles sont exposées les feuilles fassent varier dans une certaine mesure les rapports d'assimilation. On ne peut prétendre, *a priori*, que ceux-ci soient forcément les mêmes à la lumière solaire directe et à la lumière diffuse.

Corenwinder (1) a trouvé que le Noisetier pourpre, le Chou rouge, le Tabac, le Soleil, le Lupin, le Colza, dégagent de l'acide carbonique à l'ombre. Ce terme d'ombre, il est vrai, est très vague ; pourtant, si les expériences de Corenwinder sont exactes, le Noisetier pourpre, le Chou rouge, exposés à la lumière diffuse, quand celle-ci est voisine de ce qu'il appelle l'ombre, doivent assimiler moins, de ce chef, que les variétés vertes. Les différences d'énergie assimilatrice entre plantes rouges et plantes vertes seraient donc plus marquées à la lumière diffuse qu'à la lumière directe.

Pour m'en assurer, j'ai répété à la lumière diffuse mes expériences sur les plantes rouges quand elles avaient été faites à la lumière directe, et réciproquement. Or, je n'ai en général pas obtenu de différences notables dans les rapports d'assimilation. La Betterave rouge seule a dégagé de l'acide carbonique à l'ombre, alors que toutes les autres plantes mises en expérience émettaient de l'oxygène.

Ces conclusions, suffisantes au point de vue auquel je suis placé, n'infirment nullement d'ailleurs celles qui ont été formulées par Corenwinder. L'ombre à laquelle j'ai opéré pouvait n'être pas suffisamment intense pour que chez les plantes dont cet auteur fait mention (Chou rouge, Tabac, etc.), il y ait dégagement d'acide carbonique.

Conclusions. — Les feuilles des plantes rouges ont géné-

(1) Corenwinder, *Recherches sur l'assimilation du carbone par les feuilles des végétaux* (Ann. de chim. et de phys., 3^e série, 54, 1858).

ralement une énergie assimilatrice inférieure à celle des feuilles appartenant aux espèces vertes correspondantes (*Betterave rouge*, *Prunus Pissardi*, *Sycomore pourpre*, *Bouleau pourpre*, *Balisier*, etc.).

Il en est de même pour les taches brunes de certaines plantes comme l'*Arun maculatum* et des variétés de *Pelargonium*.

Assez souvent l'énergie assimilatrice des feuilles rouges se trouve comprise entre la moitié et les trois quarts de celle des feuilles vertes. Avec le *Prunus Pissardi*, comparé au *Prunus Myrobolana*, le rapport d'assimilation s'abaisse à $\frac{1}{4}$, mais en été seulement, et chez certains *Coleus* à $\frac{1}{6}$ et même $\frac{1}{7}$.

Parfois, la raison de cette infériorité tient à une plus faible épaisseur du mésophylle (*Coudrier*); mais, d'une manière générale, il faut la chercher dans la richesse moins grande des chloroleucites en matière verte.

Chez un certain nombre de plantes comme l'*Arroche rouge*, le *Hêtre* et l'*Épine-Vinette pourpres* (les deux premières ayant de la substance rouge dans l'épiderme seulement, et la troisième dans l'assise palissadique), l'énergie assimilatrice est égale à celle des espèces vertes correspondantes. Mais alors l'épaisseur des feuilles est la même et les cellules sont également riches en chlorophylle.

De l'ensemble de ces faits on peut déduire que dans les plantes rouges l'*anthocyanine* paraît n'exercer, par les radiations qu'elle absorbe, aucune influence sensible sur l'intensité du verdissement et de l'assimilation chlorophyllienne.

Ces conclusions n'impliquent nullement que les arbres à feuilles rouges doivent se développer moins rapidement que leurs congénères à feuilles vertes. Les renseignements qui m'ont été fournis par des horticulteurs très compétents (André Leroy, d'Angers; Transon, d'Orléans; Morlet, de Fontainebleau; de Vilmorin), me permettent d'affirmer qu'en

général il n'y a pas de différence de vigueur entre les variétés rouges et les variétés vertes. Quand parfois on en observe, cela tient à ce que les variétés rouges proviennent de greffe et non de semis.

d. *Rougisement printanier et automnal.* — Un grand nombre de plantes, ainsi que j'ai déjà eu l'occasion de le dire, ont des feuilles qui rougissent plus ou moins fortement au printemps et à l'automne.

J'ai étudié, parmi celles qui se colorent au printemps, certaines variétés de Pivoines et le Chêne. Chez ce dernier, la substance rouge se forme dans le tissu palissadique seulement, et les feuilles qui en contiennent sont celles que frappe directement la lumière. L'alternance des nuits froides et des journées ensoleillées paraît être la condition essentielle de l'apparition de l'anthocyanine ; je reviendrai d'ailleurs sur ce point plus loin.

Les feuilles rouges ont la même structure que les autres, et cela se comprend facilement, étant donné le mode de formation brusque de l'anthocyanine ; mais les chloroleucites de leurs cellules palissadiques ont une teinte verte peu foncée. Aussi l'énergie assimilatrice des feuilles colorées est-elle inférieure à celle des feuilles restées vertes. Les rapports d'assimilation sont voisins de 0,80.

On remarquera que ce chiffre est le même que celui qui a été trouvé pour les taches brunes du *Pelargonium*, comparées aux parties vertes. Or il y avait entre ces taches et les parties vertes les mêmes différences qu'entre les feuilles rouges de Chêne et celles du même arbre qui étaient dépourvues d'anthocyanine.

Avec les Pivoines, peu de temps avant la disparition de l'anthocyanine, les rapports d'assimilation ont aussi été de 0,80 ; la substance rouge se rencontrait exclusivement encore dans les cellules palissadiques.

Parmi les plantes qui rougissent à l'automne, les unes ont des feuilles caduques, comme la *Vigne-vierge*, le *Sumac*, le

Coudrier sanguin, etc., et qui finissent par prendre une teinte rouge éclatante; les autres ont des feuilles persistantes qui rougissent chez le *Mahonia*, la *Joubarbe*, l'*Orpin*, le *Vaccinium*, ou deviennent d'un brun plus ou moins jaunâtre ou roux chez le *Buis* et différents genres de Conifères : *Taxus*, *Pinus*, *Abies*, *Juniperus*.

Le rougissement automnal a été étudié surtout par Mohl (1), puis par Kraus (2), Haberlandt (3), Frank (4), Mer (5) et E. Overton (6).

Quand les feuilles sont caduques, la substance rouge apparaît dans le suc cellulaire, et en même temps la chlorophylle tend à disparaître. C'est pour cette raison que chez la *Vigne-vierge* on voit les feuilles passer du vert au rouge écarlate par le brun rougeâtre; lorsque la feuille tombe, il n'y a déjà plus de matière verte. On admet aujourd'hui, depuis les recherches de Mohl, que ces deux phénomènes, rougissement et disparition de la chlorophylle, sont indépendants.

Si les feuilles sont persistantes comme dans le *Mahonia*, la chlorophylle n'est pas altérée, et elles peuvent assimiler pendant l'hiver comme celles qui ne rougissent pas. L'anthocyanine apparaît dans l'assise palissadique seulement; toutefois, il arrive assez souvent que les parties qui se sont colorées finissent par périr et ne reverdissent pas au printemps.

Chez les *Conifères* et le *Buis*, il y a brunissement des feuilles. Kraus a montré, par des études spectroscopiques, que la xanthophylle des chloroleucites n'est pas altérée;

¹ (1) Mohl, *loc. cit.*, 1838. — *Vermischte Schriften*. Tübingen, 1845, p. 375.

(2) Kraus, *Einige Beobachtungen über die winterliche Färbung immergrüner Gewächse* (Sitzung. d. phys. medic. Soc. z. Erlangen, 19 déc. 1871 et 11 mars 1872).

(3) Haberlandt, *Sitzung. d. Akad. d. Wiss. z. Wien* (Vol. 72, Abtheil. I, Aprilheft).

(4) Frank, *Pringsheim's Jahrbücher* (Vol. IX, p. 159).

(5) Mer, *Bull. Soc. bot. de France* (t. XXIII, p. 231, et t. XXIV, p. 105).

(6) E. Overton, *Experiments on the autumn Colouring of plants* (Nature, 26 janv. 1899, p. 296).

quant à la matière verte, elle se transforme en une substance particulière de couleur brune, probablement de la chlorophyllane, mais elle reparait au printemps. C'est le froid surtout qui provoque cette modification de la chlorophylle. Si on coupe par un froid d'hiver une branche de Buis, et si on la met dans un flacon plein d'eau qu'on place dans une chambre chauffée, la coloration brune disparaît, et au bout de huit jours les chloroleucites reprennent leur teinte normale (Kraus). La même expérience a été faite par Sachs chez le Thuya. Notons que le reverdissement s'opère très bien à l'obscurité; c'est donc la chaleur seule qui intervient.

Le rougissement automnal est engendré par suite de l'action de la lumière et du froid, selon Mohl et Haberlandt; Askenasy n'admet que l'influence de la lumière, et Kraus celle du froid seul.

M. Mer se range à l'opinion de Kraus; il ne croit pas à l'influence directe tout au moins de la lumière: il a vu des feuilles de *Cissus quinquefolia* rougir à l'obscurité. Si en pleine lumière, pendant l'été, des feuilles de *Vitis* ou de *Cissus* rougissent; si en automne les branches bien apparentes de Conifères jaunissent, alors que celles qui sont cachées restent vertes, cela tient à ce que la lumière active l'évaporation; il en résulterait alors un état maladif provoquant la coloration du feuillage. D'ailleurs, les rameaux extérieurs de Conifères se refroidissent beaucoup plus que ceux qui sont au centre. M. Mer reconnaît cependant que pour les plantes normalement rouges, comme les *Coleus*, le Hêtre pourpre, etc., la lumière est généralement nécessaire à la formation de l'anthocyanine.

La vérité est que nous ne possédons sur cette question des causes de rougissement, que des observations éparses, très incomplètes, et qui n'ont pas toujours été soumises à une critique rigoureuse. C'est à l'anatomie expérimentale, en déterminant les conditions dans lesquelles l'anthocyanine apparaît, qu'il appartient surtout de donner la solution.

Et à ce sujet je ne puis passer sous silence les remar-

quables recherches exécutées récemment par M. G. Bonnier, sur la production expérimentale des caractères alpins chez les plantes, et dont il sera d'ailleurs question assez longuement plus loin (voir 2^e partie. chap. II). M. Bonnier, en exposant des pieds de *Teucrium Scorodonia*, pendant la journée, à la lumière directe du soleil, et pendant la nuit, dans une étuve entourée de glace, a provoqué l'apparition de l'anthocyanine dans les feuilles, alors que le rougissement était nul pour les pieds restés constamment au froid.

Il est à remarquer que dans le mémoire que j'ai déjà cité à plusieurs reprises, Mohl émettait l'idée que c'est l'alternance des jours chauds et des nuits froides qui provoque le rougissement chez les plantes des Alpes.

Enfin M. Overton (1) vient d'établir expérimentalement qu'on peut faire rougir les feuilles en leur faisant absorber un excès de glucose; cet excès se combinerait au tanin du suc cellulaire pour engendrer un glucoside qui ne serait autre que la substance rouge. Il pense alors que l'excès d'hydrates de carbone produits pendant une insolation intense et prolongée, ne pouvant émigrer par suite du refroidissement nocturne au printemps ou en automne et accidentellement en été, donne naissance à l'anthocyanine en se combinant avec les tanins.

Que devient l'assimilation chez les organes qui se colorent ainsi à l'automne?

De Saussure (2) rapporte que selon Senebier les feuilles devenues totalement rouges ou jaunes en automne par l'altération de leurs sucs, n'exhalent pas de gaz oxygène à la lumière.

Macaire Princeps (3) a observé que les feuilles vertes se comportent de même un peu avant de prendre leur teinte rouge ou feuille morte, mais que l'absorption d'oxygène se continue encore pendant un certain temps.

(1) Overton, *loc. cit.*

(2) De Saussure, *loc. cit.*

(3) Macaire Princeps, *loc. cit.*

J'ai repris cette question de l'assimilation chez les feuilles qui se colorent à la fin de la végétation. Mes expériences ont porté sur la Vigne-vierge et le *Mahonia*, deux plantes qui rougissent communément en septembre et en octobre; la première à feuilles caduques, la seconde à feuilles persistantes. J'ai également étudié un phénomène de rougissement purement accidentel qu'on observe en Août et Septembre dans la Vigne. Ce phénomène, qui est provoqué par des conditions météoriques spéciales, constitue une affection connue généralement sous le nom de *Rougeot*. Enfin je me suis occupé des Conifères qui brunissent en hiver.

Vigne-vierge (*Ampelopsis hederacea*). — Quand les feuilles commencent à se teinter de brun rougeâtre à la face supérieure, l'anthocyanine a envahi l'assise palissadique et les chloroleucites en même temps commencent à se décolorer. En comparant des feuilles semblables à celles qui sont restées vertes, j'ai trouvé comme rapports d'assimilation des nombres compris entre 0,60 et 0,70. Très rapidement il vient un moment où la respiration et l'assimilation se balancent. Puis bientôt la respiration seule persiste; la chlorophylle a disparu, la xanthophylle aussi, et l'anthocyanine a envahi toutes les cellules. Les feuilles alors prennent cette teinte d'un rouge éclatant qui produit un si bel effet décoratif dans les tonnelles et sur les murs et les arbres contre lesquels grimpe la plante. A ce stade, les feuilles ont un pétiole flétri, et il suffit de les toucher pour qu'elles tombent.

Mahonie (*Mahonia aquifolium*). — Ici encore c'est le tissu palissadique, lequel comprend deux assises, qui se charge d'anthocyanine, et les chloroleucites, en même temps, subissent une légère décoloration. Les feuilles, qui ont pris alors une teinte d'un brun rouge, décomposent moins activement l'acide carbonique que celles qui sont restées vertes; les rapports d'assimilation sont voisins de 0,60. Ces feuilles

passent l'hiver sous cet état, et au printemps l'anthocyanine disparaît. Mais il arrive aussi que, comme chez la Vigne-vierge, la substance rouge envahit le reste du parenchyme pendant que la matière verte disparaît ; les feuilles sont alors d'un rouge vif et ne dégagent plus d'oxygène ; elles respirent seulement et sont condamnées à périr.

Vigne atteinte de Rougeot. — « Au moment des fortes chaleurs, quand soufflent avec violence des vents secs ou qu'il se produit des abaissements subits de température (1) », on voit dans les vignobles des feuilles présenter brusquement des taches rouge brun qui peuvent se réunir et envahir le limbe tout entier. Le pétiole même se dessèche parfois. Au bout d'un certain temps, les feuilles atteintes passent au rouge clair ; il n'est pas rare de rencontrer sur un même limbe, par suite de la différence d'âge des taches, les deux teintes en question.

Si l'on examine les taches rouge brun, on voit que le tissu palissadique a ses cellules remplies d'anthocyanine ; il en est de même aussi pour quelques cellules situées contre l'épiderme inférieur. Les chloroleucites sont en outre un peu moins verts que dans les tissus dépourvus de substance rouge.

Dans les taches rouge clair, l'anthocyanine a envahi toutes les cellules et la chlorophylle a disparu.

En somme, on retrouve ici les mêmes stades que dans la Vigne-vierge, ce qui n'a rien de surprenant, étant donné le degré de parenté de cette plante avec nos Vignes cultivées. On est donc en présence d'un phénomène de rougissement automnal *hâtif* et *accidentel* ; *hâtif* parce qu'il a lieu en pleine végétation, *accidentel* parce qu'il est provoqué par des circonstances météoriques spéciales et chez des variétés de Vigne où normalement il ne se manifeste jamais.

J'ai fait assimiler des fragments de surfaces égales dé-

(1) P. Viala, *Les maladies de la vigne*, 3^e édit. Paris-Montpellier, 1893, p. 472.

coupés dans un limbe, les uns dans des taches rouge brun, les autres dans les parties restées vertes. Les rapports obtenus ont varié entre 0,50 et 0,60, chiffres déjà trouvés pour la Vigne-vierge, le Mahonia et bien d'autres plantes dont le feuillage est normalement coloré en rouge, en automne; mais les parties qui sont rouge vif, comme dans la Vigne-vierge encore, ne dégagent pas d'oxygène, ce qui est naturel, puisque la chlorophylle a disparu.

Conifères et Buis. — Mes expériences ont porté sur des rameaux feuillés de Thuya et de Buis ayant bruni à la suite des froids. Elles ont été faites à la campagne pendant l'hiver dernier; comme je n'avais pas à ma disposition d'appareil à analyses de gaz, je me suis contenté d'exposer ces rameaux à la lumière solaire dans de l'eau chargée d'acide carbonique. Or jamais je n'ai obtenu de dégagement d'oxygène, alors que des rameaux feuillés identiques, mais n'ayant pas bruni, ont émis des quantités notables de ce gaz. J'ai examiné les feuilles colorées au microscope; la chlorophylle avait disparu; on ne rencontrait plus dans les cellules que des leucites colorés en jaune terreux.

Conclusions (1). — Les feuilles qui rougissent au printemps (Chêne, Pivoine) ont une énergie assimilatrice inférieure à celle des feuilles restant vertes.

Les feuilles qui rougissent à l'automne avant de tomber (Vigne-vierge) cessent de dégager de l'oxygène peu de temps après que la coloration apparaît; les chloroleucites perdent alors complètement leur matière verte et se désorganisent; l'anthocyanine envahit presque toutes les cellules et les

(1) On remarquera que les conditions de milieu jouant un rôle considérable dans le rougissement printanier et automnal, j'ai néanmoins traité cette question dans la première partie de mon travail et non dans la seconde. C'est qu'au point de vue de l'assimilation, les plantes qui se colorent au commencement ou à la fin de la végétation, se comportent comme celles qui sont rouges pendant tout le cours de leur développement; d'autre part, l'anthocyanine ne peut apparaître que chez des végétaux de nature particulière (Vigne-vierge, Chêne, Mahonia, etc.).

feuilles prennent une belle teinte d'un rouge éclatant; elles respirent encore puis se flétrissent et meurent.

Les feuilles de Vigne atteintes de « *Rougeot* » pendant les mois d'Août et de Septembre ont leur tissu palissadique envahi par l'anthocyanine; les chloroleucites perdent une partie de leur chlorophylle, ce qui affaiblit l'énergie assimilatrice; puis les parties rouges finissent, au bout d'un temps variable, par subir le même sort que celles de la Vigne-vierge.

Chez les feuilles persistantes comme celles du Mahonia, quand l'anthocyanine apparaît dans les cellules palissadiques, les chloroleucites se décolorent un peu et la décomposition de l'acide carbonique se fait avec moins d'énergie. Si la feuille est âgée, elle perd toute sa chlorophylle, rougit et périt. Dans le cas contraire elle redevient verte au printemps et continue à fonctionner.

Enfin chez les Conifères et le Buis, les feuilles qui ont bruni cessent de dégager de l'oxygène à la lumière; mais quand la température redevient favorable, elles reverdissent et la fonction assimilatrice se manifeste à nouveau.

e. Remarques sur la signification biologique de la substance rouge. — Bien que la question de la signification biologique de la substance rouge ne rentre pas directement dans le cadre de ce travail, je crois néanmoins bon de faire connaître ici les réflexions qui m'ont été suggérées à son sujet par les résultats expérimentaux que j'ai obtenus avec les plantes rouges.

Je rappelle que, selon Pick (1), la substance rouge *favorise la migration de l'amidon* en absorbant les radiations qui s'opposent à ce phénomène. Stahl (2) admet aussi cette action utile à la plante, mais il l'attribue à l'*augmentation de température* constatée également par Kny (3) et qui serait *produite par la transformation en chaleur des rayons lumi-*

(1) Pick, *loc. cit.*

(2) Stahl, *loc. cit.*

(3) Kny, *loc. cit.*

neux absorbés par la substance rouge. Enfin Green (1) pense que l'anthocyanine agit en protégeant la diastase chargée de dissoudre l'amidon. Mais d'autre part, Sachs et Saposchnikoff ont montré que si la migration de l'amidon est favorisée, l'assimilation l'est en même temps. Or cette conclusion qu'entraînent nécessairement les résultats obtenus par Pick n'est nullement vérifiée par mes expériences; quand la structure et la quantité de chlorophylle ne diffèrent pas dans la feuille verte et dans la feuille rouge, il y a égalité d'assimilation, malgré la présence de l'anthocyanine; mais si au contraire l'énergie assimilatrice n'est pas la même, on constate des différences dans la structure des feuilles et dans la coloration des chloroleucites, suffisantes pour rendre compte des résultats obtenus, ce qui oblige à conclure que la substance rouge exerce une influence très faible ou nulle sur l'assimilation. Ewart (2) d'ailleurs admet que dans les feuilles rouges les chloroleucites décomposent moins énergiquement que dans les feuilles vertes l'acide carbonique. J'ai montré que ce fait tient à leur richesse moindre en chlorophylle.

En outre, Kerner von Marilaun (3) et Kny ont été amenés à penser que l'anthocyanine *protège la chlorophylle contre les rayons solaires trop intenses*. Stahl, il est vrai, nie cette action et admet plutôt un *rôle protecteur contre le refroidissement nocturne*; ainsi il couvre la moitié d'une feuille pendant la nuit et il voit que cette moitié ne rougit pas tandis que l'autre se charge d'anthocyanine; or la partie non colorée a pourtant été exposée comme l'autre à la lumière pendant le jour; elle aurait donc dû rougir, ce qui n'a pas eu lieu. D'autre part, si l'anthocyanine protège contre le froid on comprend qu'elle ne se soit pas formée dans cette partie de feuille qui était recouverte et par conséquent à l'abri du rayonnement.

(1) Green, *Philosophical Transactions*, série B, vol. CLXXXVIII, 1897.

(2) Ewart, *Journ. Linnean Society*, vol. XXXI.

(3) Kerner von Marilaun, *Pflanzenleben* (1887-1891), t. II, p. 504.

Il ne semble pas cependant que la théorie de Stahl soit plus exacte que celle de Kny. Dans les expériences de M. Bonnier sur la production expérimentale des caractères alpins, et dont j'ai déjà parlé, des plantes restées constamment dans des étuves froides, comme le *Teucrium Scorodonia*, n'ont pas rougi alors que les mêmes espèces qui ont été soumises aux conditions alternes de température (en plein soleil pendant le jour et dans l'étuve froide pendant la nuit) ont produit de l'anthocyanine. Ce n'est donc pas le froid qui a provoqué l'apparition de l'anthocyanine, mais bien l'alternance des températures extrêmes.

L'explication donnée par Overton est certainement bien plus satisfaisante. On comprend en effet qu'une feuille assimilant beaucoup dans la journée, à cause de la forte intensité de l'éclairement, accumule des quantités considérables d'hydrates de carbone, dont l'excès ne pouvant émigrer à cause du refroidissement nocturne, se combinerait aux tanins pour engendrer ce glucoside qu'est la substance rouge.

Cette explication, qui concorde très bien avec l'expérience de M. Bonnier, a en outre l'avantage d'être débarrassée du finalisme auquel il semble que les auteurs cités plus haut aient trop sacrifié. Parce qu'une substance prend naissance quand les conditions nécessaires à sa formation sont réalisées, il ne s'ensuit pas nécessairement que cette substance doive avoir un rôle utile pour la plante qui la produit; si même il est prouvé qu'elle présente des inconvénients, ceux-ci ne sont pas nécessairement non plus accompagnés par des avantages compensateurs. Dira-t-on, par exemple, que le Chêne, parce que son feuillage rougit, résiste mieux aux jours ensoleillés et aux nuits froides du printemps; que le Hêtre pourpre est mieux adapté que l'espèce verte à une forte intensité lumineuse et au refroidissement nocturne, ou encore que la substance rouge apparaît quand son rôle protecteur devient nécessaire? Les expériences que j'ai rappelées plus haut n'autorisent nulle-

ment de telles hypothèses. Il suffit que l'anthocyanine ne gêne pas trop l'assimilation ou toute autre fonction importante pour que les plantes qui rougissent ne succombent pas dans la lutte pour la vie, et le fait que cette substance rouge apparaissant chez une plante sous l'influence de certaines conditions météoriques, ne nuise pas aux fonctions physiologiques, constitue la seule adaptation, très importante, il est vrai, que l'on soit en droit d'admettre dans l'état actuel de la science.

Il faut bien remarquer d'ailleurs que certaines expériences de Pick et de Kny sont faites dans des conditions qui s'éloignent notablement de celles qui sont réalisées dans les feuilles. Ainsi Kny fait traverser à la lumière une solution de substance rouge contenue dans une cuvette à faces parallèles, et cette lumière va ensuite frapper un flacon rempli d'une dissolution alcoolique de chlorophylle; il observe alors que la matière verte se décompose moins vite que si la lumière n'a traversé qu'une cuvette remplie d'eau pure. En opérant d'une façon analogue, j'ai trouvé moi-même (voir p. 36) qu'une pareille solution d'anthocyanine gêne notablement l'assimilation (1).

Mais en va-t-il ainsi dans les feuilles, où la lumière ne traverse qu'une ou deux assises de cellules à anthocyanine? Certainement non, au moins en ce qui concerne l'énergie assimilatrice, car j'ai montré que celle-ci n'est influencée que faiblement ou pas du tout par la substance rouge.

Pour ce qui est du rôle protecteur contre le froid ou contre la trop forte intensité lumineuse, du rôle favorable à la migration de l'amidon, il faudrait voir si réellement ces prétendus rôles s'exercent dans les feuilles, grâce à la substance rouge qui y est contenue.

Il faudrait en outre connaître les réactions chimiques qui

(1) C'est probablement pour cette raison que Pick, en plaçant des feuilles ou des moitiés de feuilles derrière une solution de substance rouge, trouve que celle-ci favorise la migration de l'amidon; l'assimilation aura été affaiblie et il se sera formé très peu de grains d'amidon.

engendrent cette substance et préciser les conditions de milieu dans lesquelles elle prend naissance.

Les recherches d'Overton, de M. Gaston Bonnier, et celles que j'ai exécutées moi-même me paraissent donc contribuer à résoudre cette importante question de la signification biologique de la substance rouge, mieux que toutes les déductions les plus ingénieuses des anatomistes ou les généralisations trop hâtives de résultats expérimentaux obtenus par quelques biologistes. Ces recherches, évidemment encore très insuffisantes, sont, à mon sens, orientées dans la seule voie qui soit féconde et au bout de laquelle on puisse trouver la certitude.

§ 2. — Plantes panachées.

Un certain nombre de plantes possèdent des feuilles qui, bien que développées à la lumière, sont plus ou moins complètement dépourvues de chlorophylle et même de xanthophylle ; la teinte de ces feuilles peut varier du blanc au jaune des plantes étiolées.

On dit que de telles feuilles sont *panachées*. Mais il y a encore panachure quand, à la coloration verte normale, s'ajoute du brun, du rouge ou du jaune ; on veut alors faire entendre que la feuille présente différentes couleurs plus ou moins irrégulièrement distribuées (*Coleus*, *Amaranthus*, etc.). Or, à proprement parler, dans les feuilles contenant de l'anthocyanine, il y a *coloration* ou *rubéfaction* ; et, dans celles qui sur toute la surface du limbe ou sur une partie seulement sont jaunâtres ou blanches par disparition de la matière verte, il y a *variégation*. On peut donc distinguer, en dehors des feuilles vertes, des feuilles colorées (*folia colorata*) et des feuilles variées (*folia variegata*). Cependant l'usage a prévalu de désigner en français les dernières sous le nom de *feuilles panachées*. Encore distingue-t-on parmi elles deux modes de variégation ou de panachure : ou bien les feuilles renferment de la xanthophylle et peut-être un peu de chloro-

phylle dans les parties jaunes, se rapprochant comme teinte des feuilles étiolées, et elles sont dites *dorées* (*folia variegata aurea*), ou bien elles ne contiennent dans les parties décolorées ni matière jaune ni matière verte, et c'est la panachure proprement dite.

a. *Feuilles panachées dorées*. — D'après ce qui précède, on voit que les feuilles dorées qu'on rencontre dans des variétés d'*Aucuba*, de *Sambucus*, de *Negundo*, doivent être rapprochées des plantes étiolées qui ne contiennent que de la xanthophylle.

Mais Pringsheim et Tsirsch admettent que dans les feuilles étiolées la matière jaune qui se forme est de l'*étioline* et non de la xanthophylle, comme le veulent Wiesner et Kraus ; car, en solution épaisse, les bandes I et IV apparaissent, et la bande II se dédouble ; toutefois Hansen croit que ces bandes surnuméraires sont dues à une petite quantité de chlorophylle mêlée à l'étioline, qui alors se confond avec la xanthophylle. Selon Timirjazeff (1), les plantes étiolées renferment une substance qu'il a obtenue en réduisant la chlorophylle et qui aurait la propriété d'engendrer celle-ci par oxydation ; cette substance, qu'il nomme *protophylline*, incolore et non fluorescente, se transformerait en chlorophylle sous l'influence des acides ; elle ne serait autre, selon M. A. Gautier, que l'étioline de Tsirsch.

Mais Monteverde (2) pense qu'elle n'existe pas chez les plantes étiolées ; celles-ci renferment de la xanthophylle et de la *protochlorophylle*, substance légèrement jaunâtre et possédant une fluorescence rouge et qui se transforme progressivement sous l'influence de la lumière et des acides en matière verte.

Or la xanthophylle possède trois larges bandes d'ab-

(1) Timirjazeff, *La protophylline des plantes étiolées* (C. R. Acad., 2 sept. 1889).

(2) Monteverde, *Ueber das Protochlorophyll* (Acta horti Petropolitani, 1894).

sorption dans la moitié droite du spectre ; la protophylline présente dans son spectre les bandes II et IV de la chlorophylle et la protochlorophylle la bande III, plus une bande II qui lui est propre. On peut donc se demander si ces matières colorantes à absorption ont le pouvoir assimilateur.

M. Engelmann (1) le croit, contrairement aux résultats obtenus jusqu'ici par tous les physiologistes. Mais on sait que sa méthode microspectroscopique ne met en évidence le dégagement d'oxygène que d'une façon indirecte ; aussi Timirjazeff (2), en 1885, se montrait-il sceptique en ce qui concerne le rôle assimilateur de la xanthophylle.

Les expériences exécutées par MM. Bonnier et Mangin sur la respiration des tissus sans chlorophylle semblent d'ailleurs infirmer les conclusions de M. Engelmann. Ces deux savants physiologistes ont fait respirer à la lumière et à l'obscurité un certain nombre de plantes étiolées ; ils ont observé que ces plantes placées à la lumière ne verdissent pas de suite, en sorte qu'on peut étudier leur respiration sans avoir à craindre de trouble produit par la fonction chlorophyllienne.

Si l'on examine les résultats de leurs expériences, on voit que la lumière n'influe pas plus sur la respiration que s'il s'agissait de plantes entièrement décolorées comme les Champignons, c'est-à-dire que le rapport $\frac{CO^2}{O}$ ne varie que faiblement pour une plante donnée et que l'action retardatrice n'est pas importante $\left(\frac{1}{10} \text{ environ, alors que chez les Champignons elle est souvent voisine de } \frac{1}{5}\right)$.

(1) Engelmann, *loc. cit.*

(2) Timirjazeff, *État actuel de nos connaissances sur la fonction chlorophyllienne* (Ann. des Sc. nat. Bot., 7^e série, t. II, p. 99, 1885).

(3) Bonnier et Mangin, *Recherches sur la respiration des tissus sans chlorophylle* (Ann. Sc. nat. Bot., 6^e série, t. XVIII, p. 293).

L'assimilation paraît donc devoir être considérée comme nulle chez les plantes étiolées.

J'ai voulu m'assurer s'il en est de même chez les feuilles dorées. J'ai étudié à ce point de vue le Sureau doré (*Sambucus nigra* var. *aurea*) et le Négondo doré (*Negundo fraxinifolium* var. *aureum*) (Pl. III et IV, fig. 3 et 4).

Le Sureau doré présente des feuilles et quelquefois des pousses entières qui ont une teinte variant du jaune pâle au blanc légèrement jaunâtre. Ce sont celles qui tirent sur le jaune qui sont à proprement parler des feuilles dorées. Le tissu palissadique renferme des leucites très granuleux et colorés en grande partie par de la xanthophylle; Engelmann (1) les a étudiés et il a constaté une absorption très faible depuis le rouge jusqu'au vert ($\lambda = 0,54$). La bande I de la chlorophylle est très peu prononcée; les bandes II et III ne sont pas distinctement développées; la bande IV_b, caractéristique de la chlorophyllane, n'existe pas, non plus d'ailleurs que la bande IV_a; les leucites sont donc surtout colorés par de la xanthophylle et ils renferment un peu de matière verte. Or, à la lumière diffuse, de petits segments jaunes attirent les bactéries, beaucoup moins, il est vrai, que des segments identiques découpés dans les parties vertes; si l'intensité lumineuse augmente, le nombre des bactéries s'accroît, sans égaler toutefois celui qui s'accumule autour des segments verts.

Engelmann ajoute qu'il lui paraît alors que la xanthophylle doit assimiler, mais il fait cette réserve qu'on ne pourra se prononcer qu'à la suite de recherches quantitatives détaillées. De plus, il croit que la question ne sera pas résolue en expérimentant sur des feuilles entières, parce qu'elles renferment toujours des cellules dont les chromatophores sont en voie de dégénérescence.

Je crois cependant que la méthode directe que MM. Bonnier et Mangin ont employée pour étudier la respiration des

(1) Engelmann, *loc. cit.*

tissus sans chlorophylle, permet de voir, en comparant les échanges gazeux à la lumière et à l'obscurité, si l'assimilation se manifeste d'une façon appréciable.

J'ai exécuté alors de nombreuses expériences sur des feuilles entièrement dorées. Ces feuilles, mises dans de l'air contenant 8 p. 100 d'acide carbonique, ont, à la lumière, augmenté la proportion de ce dernier gaz, et il en a été de même dans l'air normal.

Voici d'ailleurs quelques résultats :

		CO ² dégagé.	$\frac{\text{CO}_2}{\text{O}}$
Air contenant 8 p. 100 de CO ² .	{ Lumière diffuse....	1,15 $\frac{0}{10}$	0,82 $\frac{0}{10}$
	{ Obscurité	1,38	0,85
	{ Lumière diffuse....	1,79	0,80
	{ Obscurité	2,05	0,83
Air normal.....	{ Lumière diffuse....	0,58	0,82
	{ Obscurité.....	0,69	0,83
	{ Lumière diffuse....	0,64	0,81
	{ Obscurité	0,77	0,84

Le Négondo doré a aussi des feuilles jaunâtres, mais la teinte est un peu moins prononcée que pour le Sureau, et le plus souvent on voit de fins liserés verts chlorophylliens le long des nervures. En prenant des échantillons dépourvus de ces liserés, j'ai obtenu des résultats semblables à ceux que m'a fournis le Sureau. Ainsi, dans une expérience à la lumière et avec de l'air normal, il y a eu un dégagement de 0,85 p. 100 d'acide carbonique ; dans une autre expérience à l'obscurité, ce dégagement a été de 1,09 p. 100 ; le rapport $\frac{\text{CO}_2}{\text{O}}$ étant de 0,87 dans la première, et de 0,93 dans la seconde.

En somme, ces résultats sont absolument analogues à ceux qui ont été obtenus par MM. Bonnier et Mangin chez les plantes étiolées. Les méthodes directes ne permettent pas d'attribuer à la xanthophylle la faculté de décomposer l'acide carbonique.

Feuilles panachées proprement dites. — De nombreux expérimentateurs, et en particulier de Saussure (1), Engelmann (2), Caillelet, Bonnier et Mangin (3), ont établi que ces feuilles sont dépourvues du pouvoir assimilateur. Elles ne renferment d'ailleurs ni chlorophylle ni xanthophylle. Les lencites ne sont pas absents pour cela. M. Zimmermann (4) a montré qu'ils sont beaucoup plus répandus qu'on ne le croit généralement, mais leurs dimensions sont réduites ; cependant certaines cellules absolument incolores n'en contiennent pas.

b. Feuilles panachées argentées ou argyrescentes. — Enfin, il est des feuilles dont la panachure *argentée* est due à ce que l'épiderme est soulevé par places, emprisonnant ainsi de l'air entre lui et le mésophylle. C'est ce qu'on voit dans les feuilles du *Begonia Rex*, du *Begonia argyrostigma*, du *Sonerilla margaritacea*, du *Tradescantia zebrina*, du *Lamium maculatum*. Ed. Morren (5) a donné à cette panachure le nom d'*argyrescence* ; elle est différente, comme on voit, de celle qui est produite par des poils, comme chez l'Argentine, l'Ansérine, des Molènes, des Céraistes, des Gnaphales, des Centaurées argentées, etc.

J'ai comparé dans le *Lamium maculatum* des parties panachées et des parties vertes au point de vue de la décomposition de l'acide carbonique ; j'ai trouvé que l'énergie assimilatrice des parties argentées est les trois quarts ou les quatre cinquièmes de celle des parties vertes. Cette différence ne tient nullement au décollement de l'épiderme ; dans les échantillons que j'ai employés, en effet,

(1) De Saussure, *loc. cit.*

(2) Engelmann, *Couleur et assimilation* (Ann. Sc. nat., 6^e série, t. XV, p. 361).

(3) Bonnier et Mangin, *loc. cit.*

(4) Zimmermann, *Ueber die Chromatophoren in panachirten Blättern* (Ber. d. deut. Bot. Gesell., avril 1890).

(5) Ed. Morren, *Seconde notice sur la duplication des fleurs et la panachure du feuillage*. Gand, 1868, p. 16.

le mésophylle des parties panachées était moins épais que celui des parties vertes.

D'ailleurs, avec d'autres échantillons, assez rares il est vrai, dans lesquels il y avait égalité d'épaisseur, l'énergie assimilatrice n'a pas présenté de variations appréciables.

Mêmes résultats pour le *Begonia Rex*.

Conclusions. — Les feuilles *panachées dorées* (Sureau, Négondo) ne dégagent pas d'oxygène à la lumière ; elles se comportent en cela comme les feuilles étiolées, dont elles se rapprochent par la couleur, et comme les feuilles *panachées proprement dites*. — La xanthophylle ne paraît donc pas douée du pouvoir assimilateur, au moins d'une façon appréciable par les méthodes directes.

Le décollement de l'épiderme, qu'on rencontre chez des feuilles dites *panachées argentées* (*Lamium maculatum*, *Begonia Rex*) n'exerce aucune influence sur l'énergie assimilatrice.

SECTION II

CHAPITRE UNIQUE

PLANTES PARASITES OU SAPROPHYTES

Il existe chez les végétaux supérieurs des espèces vertes ou plus ou moins complètement décolorées et qui sont *parasites ou saprophytes*. Ces plantes appartiennent pour la plupart aux familles suivantes : Loranthacées, Santalacées, Monotropées, Orobanchées, Convolvulacées, Cytinées, Orchidées.

Pendant longtemps, les physiologistes n'ont pas soupçonné le parasitisme de certaines plantes vertes terrestres. De Candolle (1), par exemple, divisait les parasites en deux groupes : 1° végétaux implantés sur les tiges ou branches aériennes et ayant de la chlorophylle dans leurs feuilles (Gui et autres Loranthacées) ; 2° végétaux implantés sur les tiges souterraines ou sur les racines et qui sont dépourvues de matière verte (Orobanche, Cuscuta).

Mais, en 1847, Mitten (2) fit voir que les différentes espèces de *Thesium*, Santalacées vertes et qu'on ne croyait pas parasites, vivent en réalité sur les racines d'autres plantes. Puis, Decaisne (3) démontra qu'il en est de même pour les Rhinanthacées, plantes qui sont également pourvues de chlorophylle.

Quand le parasitisme des plantes vertes fut découvert, les biologistes émisrent l'opinion que l'hôte tirait tout son carbone de l'atmosphère, la plante hospitalière ne four-

(1) De Candolle, *Physiol. végét.*, p. 1404.

(2) Mitten, *Journ. of Botany*, 1847, p. 146.

(3) Decaisne, *Sur le parasitisme des Rhinanthacées* (*Ann. Sc. nat. Bot.*, 3^e série, t. VIII, p. 5).

nissant que l'eau et les matières minérales. Telle est par exemple la conclusion formulée après de Candolle par Pitra (1) en ce qui concerne les Loranthacées, et que M. Bonnier (2) a vérifiée expérimentalement pour le Gui. Mais il n'en est plus de même pour les Rhinanthacées. M. Bonnier a montré récemment que ces dernières pouvaient être divisées en deux groupes :

1° Celles dont le parasitisme est presque complet ;

2° Celles dont le parasitisme est incomplet.

Dans le premier groupe, il faut ranger *Bartsia alpina*, *Rhinanthus Crista-Galli* qui ont une assimilation très faible et ne pouvant l'emporter sur la respiration qu'à la condition que la lumière soit intense et la température peu élevée. Même dans ce cas, à égalité de surface foliaire, les plantes assimilent douze fois moins que le *Veronica Chamædrys* ; enfin, chez l'*Euphrasia officinalis* il y a toujours égalité entre la respiration et l'assimilation et, par conséquent, jamais de dégagement d'oxygène.

Dans le second groupe, la décomposition de l'acide carbonique a toujours lieu à la lumière, mais son intensité n'est que le cinquième de celle de la Véronique chez les *Thesium humifusum* et *pratense* et chez le *Pedicularis silvatica*. Ce rapport s'élève aux deux tiers chez les *Melampyrum pratense* et *silvaticum*.

Il résulte, par conséquent, de ces recherches sur les Rhinanthacées, les Santalacées et les Loranthacées « qu'au point de vue des échanges gazeux, les végétaux parasites à chlorophylle présentent tous les intermédiaires entre une plante puisant presque exclusivement le carbone dans l'hôte qu'elle attaque et une plante qui assimile presque exclusivement par elle-même et ne profite guère que des substances minérales puisées dans les racines de l'hôte(1). »

Certes, les données anatomiques tirées de ces plantes vertes ne permettent pas d'expliquer de tels résultats. Je

(1) G. Bonnier, *loc. cit.*

(2) G. Bonnier, *loc. cit.*

voudrais montrer qu'elles y contribuent cependant dans une certaine mesure.

En effet, le tissu assimilateur des feuilles de *Rhinanthus* et de *Bartsia* est moins différencié que chez les Véroniques. Celui des feuilles d'*Euphrasia* l'est, par contre, plus que chez le Mélampyre et pourtant cette seconde plante assimile beaucoup plus que la première; mais on peut remarquer que chez l'*Euphrasia* les cellules des feuilles sont assez lâchement unies entre elles, ce qui diminue l'importance du tissu assimilateur. D'un autre côté, chez les plantes herbacées, les tiges qui sont vertes contribuent pour une part souvent assez considérable à la décomposition de l'acide carbonique par la plante tout entière; or, le parenchyme cortical des Véroniques est très homogène et composé de quatre ou cinq assises de cellules riches en chlorophylle; chez l'*Euphrasia*, au contraire, le parenchyme renferme peu de matière verte (fig. 8 et 9). Nous

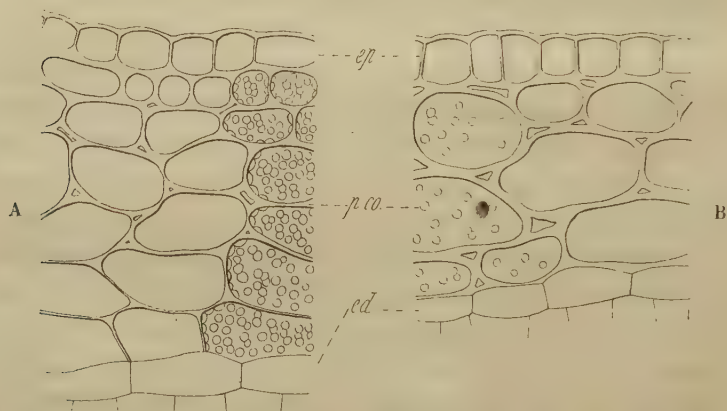


Fig. 8 et 9. — A, *Veronica Chamædrys* (tige). — B, *Euphrasia officinalis* (tige). — ep, épiderme; p. co, parenchyme cortical; ed, endoderme.

verrons plus loin un fait anatomique analogue en examinant la tige de deux Orchidées, l'*Epipactis latifolia* et le *Limodorum abortivum* et qui aura un retentissement considérable sur la décomposition du gaz carbonique.

Chez le *Rhinanthus*, le parenchyme cortical est très lacuneux et doit donc assimiler fort peu. Il en est de même dans la zone externe de celui du *Bartsia alpina* et du *Pedicularis palustris* ; en outre, ce parenchyme renferme des chloroleucites peu nombreux et épars.

L'assimilation chlorophyllienne chez les Orchidées terrestres et en particulier chez le « Limodorum abortivum ». — On sait qu'un certain nombre d'Orchidées terrestres possèdent des racines courtes, renflées, d'aspect coralloïde, et dont les cellules corticales renferment chacune une petite pelote de filaments mycéliens. M. Frank a donné à ces racines spéciales, qu'on retrouve avec les mêmes caractères chez les Ericacées, et avec des caractères différents chez les Conifères et les Cupulifères, le nom de *mycorhizes*. Ce savant considère comme un fait de *symbiose* et non de parasitisme l'association d'une racine et d'un mycélium ; pour lui, le Champignon reçoit de son hôte des substances qu'il ne peut élaborer, comme des hydrates de carbone, des sucres, de l'amidon, etc. ; mais, en revanche, il lui fournit de l'eau et de la matière azotée qu'il puise dans l'humus.

Les Orchidées à feuilles vertes et qui poussent dans des sols pauvres en humus doivent vraisemblablement puiser presque tout leur carbone dans l'air ; ce sont des plantes qui se suffisent complètement à elles-mêmes ; l'*Epipactis latifolia* qu'on rencontre à Fontainebleau, par exemple, dans les boues sablonneuses du bord des chemins est parfois dans ce cas.

Les autres Orchidées à feuilles vertes, mais croissant dans des sols humifères, comme les différentes espèces du genre *Orchis*, sont, si la théorie de M. Frank est exacte, un peu saprophytes, c'est-à-dire qu'elles vivent dans une certaine mesure aux dépens de l'humus, que leurs parties vertes, quoique dégageant de l'oxygène à la lumière, ne fournissent pas à la plante tout le carbone qui lui est nécessaire. Mais aucun fait expérimental ne le prouve jusqu'ici.

J'ai précisément voulu voir si dans cette catégorie de plantes, quelques-unes d'entre elles dont le saprophytisme ne paraît pas douteux, ne présenteraient pas des échanges gazeux à la lumière, de nature à mettre en évidence le rôle des mycorhizes dans l'assimilation du carbone. On a vu plus haut que par cette méthode, M. Bonnier a pu, de nouveau, démontrer le parasitisme des Rhinanthacées.

Je me suis adressé en particulier au *Goodyera repens*, plante qui a des rosettes de feuilles, un rhizome grêle, longuement traçant, et qu'on rencontre sous les Pins, dans la couche d'humus. Or, toujours, à la lumière, les rosettes de feuilles vertes ont décomposé l'acide carbonique avec une intensité comparable à celle des Orchidées non ou peu humicoles : c'est ainsi que des mêmes poids secs de feuilles de *Goodyera* et d'*Epipactis* dégagent des quantités à peu près égales d'oxygène. J'ai obtenu des résultats analogues avec les *Orchis latifolia*, *purpurea*, *morio*, *mascula* et *bifolia*. Le rôle des mycorhizes dans l'assimilation de la matière organique carbonée, qui existe vraisemblablement, n'est néanmoins pas mis en évidence par ce procédé.

Mais il y a des Orchidées non vertes, telles que le *Neottia Nidus-avis*, le *Corallorhiza innata*, et qui sont forcément saprophytes; elles ont de nombreuses mycorhizes et tirent tout leur carbone des matériaux de l'humus.

Le *Neottia*, il est vrai, d'après les observations de MM. Wiesner (1) et Prillieux (2), renferme un peu de chlorophylle dans ses tissus. Engelmann (3) a pu montrer que les leucites bruns qui renferment le pigment vert, dégagent, comme ceux de la Cuscuté, de l'oxygène à la lumière; mais la quantité de chlorophylle est, en somme, si faible qu'elle joue un rôle peu important dans l'assimilation, ainsi que cela ressort des expériences de MM. Bonnier et Mangin (4).

(1) Wiesner, *Jahrbücher f. wiss. Bot.*, VIII, 1872, p. 576.

(2) Prillieux, *Ann. des Sc. nat. Bot.*, 1874.

(3) Engelmann, *Farbe und Assimilation* (Bot. Zeit., 1883).

(4) Bonnier et Mangin, *Respiration des tissus sans chlorophylle*; loc. cit.

Ces savants, en effet, ont montré que l'action retardatrice de la lumière sur la respiration chez le *Neottia*, est plus grande que chez les plantes franchement dépourvues de chlorophylle comme le *Monotropa* et les Champignons, ce qui tendrait à faire admettre l'existence d'une légère action chlorophyllienne (1); mais, d'autre part, le quotient respiratoire $\frac{CO^2}{O}$ est le même à la lumière et à l'obscurité, ce qui

ne devrait pas avoir lieu si la fonction chlorophyllienne se manifestait d'une façon sensible et venait, par conséquent, changer le résultat de la respiration. On peut donc voir dans le *Neottia* une plante entièrement saprophyte, comme les Champignons.

Il est enfin une autre Orchidée, le *Limodorum abortivum* qui, au point de vue de l'assimilation du carbone, occupe une place spéciale entre les Orchidées vertes et celles qui sont complètement décolorées.

Le *Limodorum* est une plante des clairières des bois montueux, des forêts, des pelouses élevées incultes et dont le port ressemble à celui d'un Orobanche ou du *Neottia*. La tige, robuste, qui atteint de 0^m,40 à 0^m,80 de hauteur, est colorée en violet plus ou moins foncé; cette coloration s'étend aux fleurs et aussi aux feuilles, lesquelles sont réduites à l'état de grandes bractées engainantes. Si l'on examine la partie souterraine, on ne trouve nulle trace d'adhérence avec les racines des arbres; la plante est donc saprophyte comme le *Neottia*. L.-C. Richard, qui l'a nommée le premier, la considérait comme parasite, ainsi qu'en témoigne le terme de *Limodorum* (λιμώδης, affamé); de Candolle partageait cette opinion.

Or, M. J. Chatin (2), en 1874, mit le premier en évidence la présence de la chlorophylle dans le *Limodorum*. Sous

(1) O. Drude, par ses expériences, avait été amené à dire que le *Neottia* décompose en effet un peu d'acide carbonique (Die Biologie von *Monotropa Hypopitys* und *Neottia Nidus-Avis*. Gottingue, 1872).

(2). J. Chatin, *Sur la présence de la chlorophylle dans le Limodorum abortivum* (Rev. des Sc. nat. Montpellier, 1874).

l'épiderme coloré en violet de la tige, on voit, en effet, un parenchyme cortical dont les cellules renferment des chloroleucites; on retrouve ceux-ci dans le parenchyme des faisceaux libéro-ligneux et dans la moelle. Les feuilles en contiennent et la paroi ovarienne en est particulièrement bien pourvue. Une section transversale de tous ces organes apparaît d'ailleurs avec la teinte verte caractéristique; cette teinte n'est masquée extérieurement que par l'anthocyanine des cellules épidermiques.

Partant de cette observation, M. Chatin crut pouvoir conclure que « le *Limodorum* n'a nul besoin d'une existence parasite, qu'il n'a même pas un besoin indispensable des matériaux de l'humus au moins quant au carbone. »

Or, une telle conclusion, basée uniquement sur un fait anatomique est-elle légitime *a priori*? Non, évidemment; et les résultats signalés plus haut, obtenus par M. Bonnier, sur les Rhinanthacées, qui sont parasites quoique vertes, le prouvent. Tout d'abord, à cause de l'absorption de la lumière par les tissus et surtout par les tissus verts (1), la chlorophylle du cylindre central ne peut servir à l'assimilation. Reste celle de l'écorce; mais les chloroleucites, épars dans chaque cellule, ne sont en somme, pas nombreux. Si nous ajoutons la possibilité de se trouver en présence d'un pigment vert spécial, on voit qu'il y a lieu de se demander quels sont le sens et la valeur de la résultante des deux fonctions inverses : l'assimilation et la respiration.

J'ai alors exposé à la lumière, dans de l'air contenant 8 p. 100 environ d'acide carbonique, des pousses entières, des portions de tiges, de feuilles, des ovaires de *Limodorum*, et toujours j'ai obtenu un dégagement de gaz carbonique. Toutefois, la lumière retarde d'une façon notable la respiration (dans la proportion de 4 à 3) et le rapport $\frac{\text{CO}_2}{\text{O}}$ qui est

(1) Atsusuke Nagamatz, *Beiträge zur Kenntniss der Chlorophyllfunktion* (Arbeit. d. Bot. Instit. in Würzburg, vol. III, p. 389), et recherches inédites de l'auteur.

d'environ 0,95 au soleil, pour un fragment de tige, par exemple, est de 0,83 à l'obscurité; ces deux résultats montrent, comme il fallait s'y attendre, que l'assimilation existe; mais la respiration l'emporte sur elle, en sorte que le *Limodorum*, malgré sa chlorophylle, est saprophyte et doit prendre la plus grande partie de son carbone dans l'humus.

Or, l'*Epipactis latifolia*, dont j'ai déjà parlé, a une tige qui ressemble beaucoup à celle du *Limodorum*; son épiderme est coloré en violet et on trouve de la chlorophylle dans le cylindre central. L'écorce, il est vrai, est proportionnellement moins épaisse que dans le *Limodorum* et la section transversale de toute la tige ne paraît pas plus foncée; elle l'est même un peu moins au centre, la moelle étant très pauvre en pigment vert. Mais cette écorce comprend trois ou quatre assises de cellules dont les chloroleucites sont très nombreux et situés le long des parois radiales comme dans les cellules en palissade des feuilles (Pl. II; fig. 6 et 7). Le parenchyme cortical semble donc très bien disposé pour remplir, comme cela a lieu dans un grand nombre de plantes, le rôle de tissu assimilateur, et c'est précisément ce que l'expérience vérifie. Des portions de tige d'*Epipactis* dégagent de l'oxygène à la lumière, alors que pour le *Limodorum*, c'est de l'acide carbonique qui est émis.

Il n'est donc pas douteux que la quantité et la répartition des chloroleucites dans l'écorce, n'ait joué un grand rôle, le seul rôle peut-être, pour changer le sens de la résultante de la fonction chlorophyllienne et de la respiration.

Conclusions. — Au point de vue de l'assimilation du carbone, les Orchidées terrestres paraissent présenter tous les intermédiaires, depuis les espèces vertes, comme l'*Epipactis* qui tirent la plus grande partie sinon la totalité de leur carbone de l'air, et les espèces décolorées, comme le *Neottia*, qui sont entièrement saprophytes et qui, grâce à leurs mycorhizes, puisent le carbone dans les matériaux de l'humus.

Le *Limodorum abortivum*, malgré la chlorophylle qu'il renferme, doit être placé dans la série des Orchidées terrestres, au voisinage des saprophytes complets. Par suite, en effet, de la mauvaise répartition des chloroleucites, du nombre relativement faible de ces derniers dans le parenchyme cortical et peut-être aussi de la nature spéciale du pigment vert, cette plante décompose peu d'acide carbonique, et sa respiration est toujours notablement supérieure à l'assimilation.

DEUXIÈME PARTIE

COLORATIONS EN RAPPORT AVEC LE MILIEU

CHAPITRE PREMIER

ACTION DE LA LUMIÈRE.

a. *Formation de la chlorophylle à l'obscurité.* — On sait que, d'une manière générale, les radiations lumineuses sont indispensables à la formation de la chlorophylle. Si on cultive une plante à l'obscurité, elle demeure incolore ou jaunâtre et ses tissus ont une structure particulière; on dit qu'elle est *étiolée*. Il y a cependant des exceptions à cette règle en ce qui concerne le verdissement.

Un certain nombre d'observateurs (1) ont remarqué depuis longtemps que les cotylédons des embryons de Pins et d'autres Conifères sont verts tout en se développant à l'abri de la lumière.

M. Flahault (2) a repris cette question en 1879 et 1880. Il a rappelé que l'embryon de certaines plantes phanérogames, qui pourtant est protégé par des téguments épais, renferme de la chlorophylle; que des frondes de Fougères développées à l'obscurité complète n'en prennent pas moins leur coloration verte normale.

Mais J. Bœhm et après lui M. Flahault ont montré que la matière verte des embryons enfermés dans les graines

(1) Sachs est le premier qui ait fait cette remarque (1859) (Vorles., 2^e édit., 1887, p. 549).

(2) Flahault, *Nouvelles observations sur les modifications des végétaux suivant les conditions physiques de milieu* (Ann. Sc. nat. Bot., 6^e série, t. IX, p. 469).

(*Acer*, *Astragalus*, *Viola tricolor*, *Geranium lucidum*, *Citrus*, *Viscum album*, *Pistacia vera*, *Evonymus japonicus*, *Raphanus Raphanistrum*, *Cephalaria*, etc.) ne se forme pas si les graines se développent à l'abri de la lumière. En suivant le développement de l'embryon, on voit (*Viscum album*, *Tropæolum majus*, *Viola tricolor*, etc.) que les téguments de la graine et du fruit sont au début très transparents et que la chlorophylle se forme ainsi dans l'embryon, grâce à la lumière. Plus tard, les téguments deviennent opaques, et la matière verte se conserve parfaitement.

Mais chez les Fougères, c'est bien dans l'obscurité complète que les rhizomes donnent naissance à des frondes vertes.

Chez les Conifères, les cotylédons deviennent verts dans les mêmes conditions. Il est juste d'ajouter que quand les réserves de l'albumen sont épuisées, la chlorophylle commence à s'altérer et elle disparaît au bout d'un certain temps. C'est ce qui fait que Schmidt (1) avait pu contester le verdissement à l'obscurité, au moins en partie.

M. Flahault a montré en outre que des bulbes d'*Allium Cepa* placés pendant l'hiver à l'obscurité et dans un endroit sec possèdent au printemps des feuilles de 3 à 5 centimètres de long et remplies de chloroleucites. Des bulbes de *Crocus vernus* plantés à l'abri de la lumière lui ont donné des pousses dont les extrémités étaient vertes.

M. d'Arbaumont (2), au centre des fruits du *Potiron jaune gros*, dans de grandes cellules à parois amincies qui entourent les filaments vasculaires, a trouvé de nombreux chloroleucites en voie de division.

On remarquera que la formation de la chlorophylle à l'obscurité est liée à l'utilisation des substances de réserve contenues dans la graine (*Pinus*), les rhizomes (*Fougères*),

(1) Schmidt, *Ueber einige Wirkungen des Lichts auf Pflanzen*. Breslau, 1870.

(2) D'Arbaumont, *Note sur la production de la chlorophylle dans l'obscurité* (Bull. Soc. Bot. de France, 12 mars 1880).

les bulbes (*Allium*, *Crocus*), les fruits (*Potiron*). Quand ces réserves sont épuisées, si la plante continue à se développer à l'obscurité, la chlorophylle est attaquée et finit par disparaître.

D'autres cas de verdissement à l'obscurité ont été signalés chez des plantes quelconques quand il y a une certaine quantité d'hydrogène dans l'air ambiant.

Senebier (1) fit croître des plantes dans des récipients clos et obscurs, mais contenant une forte proportion d'hydrogène; les plantes obtenues étaient moins étiolées, avaient des tiges moins longues et une couleur verte.

De Humboldt (2) a descendu dans les galeries souterraines des mines de Freyberg des touffes de *Poa annua*, *P. compressa*, *Plantago lanceolata*, *Trifolium arvense*, *Cheiranthus Cheiri* et un lichen, *Rhizomorpha verticillata*. Les touffes nouvelles montrèrent une coloration verdâtre; or l'air de ces galeries renfermait une quantité considérable d'hydrogène.

Mais de Candolle (3), étudiant l'influence du gaz hydrogène sur l'étiollement, obtint des résultats négatifs.

Kraus (4), par l'emploi de l'alcool méthylique, provoqua le verdissement à l'obscurité; mais les jeunes plants, en germant avec les vapeurs d'alcool, ont fini par périr.

Enfin, récemment, M. Bouilhac (5) a constaté que le *Nostoc punctiforme* se développe lui aussi à l'obscurité totale, à la condition qu'il trouve à sa disposition un hydrate de carbone, le glucose par exemple; il prend alors une couleur vert pâle.

Peut-être même y a-t-il des plantes vertes entièrement adaptées à la vie sans lumière. Ainsi, on sait qu'au-dessous de 200 mètres dans la mer, les rayons lumineux sont com-

(1) Senebier, *Encycl. méth. et Pysiolog. végét.*, IV, p. 275).

(2) De Humboldt, *Gren's Journ. d. Phys.*, 1792, p. 196.

(3) De Candolle, *Physiol. végét.*, t. II, p. 892.

(4) Kraus, *Ueber künstliche Chlorophyllerzeugung in lebenden Pflanzen bei Lichtabsehlens* (Landw. Vers. Stat., 1877, XX, p. 415).

(5) Bouilhac, *C. R. Acad.*, 31 mai 1898.

plètement absorbés, et c'est ce qui fait qu'on ne rencontre plus d'Algues. Cependant, lors de l'expédition du Plankton, des dragages opérés entre 1,000 et 2,000 mètres dans l'Atlantique ramenèrent à la surface une Algue verte, *Halosphæra viridis*. Cette Algue, ou une espèce voisine, fut retrouvée en 1890 pendant l'expédition de la *Pola*.

b. *L'assimilation chlorophyllienne chez les plantes qui ont verdi à l'obscurité.* — Et maintenant plusieurs questions se posent. La matière verte qui s'est ainsi formée sans lumière, est-ce réellement de la chlorophylle? Cette chlorophylle a-t-elle le pouvoir assimilateur; et, si elle l'a, dans quelle mesure, comparativement à celle qui se forme normalement à la lumière?

Le simple examen anatomique montre qu'on a bien affaire à des chloroleucites normaux et qui ne paraissent différer en rien, si ce n'est parfois par leurs dimensions plus petites et leur teinte moins foncée, de ceux qui se développent sous l'influence des radiations lumineuses.

M. Flahault a étudié au spectroscope des dissolutions alcooliques de matière verte provenant des embryons de graines dont il a été question plus haut. Toutes ces dissolutions présentaient les bandes d'absorption caractéristiques de la chlorophylle, et notamment la bande I très foncée située entre B et C. Mais ce résultat n'est pas surprenant, attendu que la matière verte, dans ce cas, s'est en réalité développée à la lumière et qu'elle ne fait que se conserver à l'obscurité.

M. Flahault a essayé en outre de faire assimiler des embryons de *Viola*, de *Viscum*, comparativement à des feuilles d'*Elodea*; mais il ne put, à cause de la petite quantité de gaz produite par les embryons, montrer que ce gaz était bien de l'oxygène.

Quant à la chlorophylle des plantes bulbeuses (Oignon, Safran) et des cotylédons de Conifères, et qui a été réellement formée à l'obscurité, elle possède aussi le pouvoir assimilateur. Mais les expériences de M. Flahault manquent

de précision en ce qui concerne les comparaisons faites avec les mêmes plantes ayant verdi à la lumière.

Il ne suffit pas en effet de constater que la matière verte formée à l'obscurité sert à l'assimilation; il faut encore savoir si sous ce rapport elle diffère peu ou beaucoup de celle qui apparaît normalement à la lumière. Il peut fort bien se faire qu'on soit en présence de chlorophylles différentes et dont la spécificité retentisse plus ou moins sur l'énergie assimilatrice.

Je me suis alors adressé au Pin Pignon (*Pinus Pinea*) pour avoir des échantillons aussi comparables que possible. J'ai remarqué que toujours les cotylédons provenant de la chambre obscure présentaient, même avant la résorption complète de l'albumen, une teinte verte moins foncée que chez ceux qui s'étaient développés à la lumière (Pl. III et IV, fig. 5_a et 5_b).

J'ai fait de très nombreuses expériences d'assimilation afin d'éliminer toutes les causes d'erreur qui auraient pu provenir de la forme, des dimensions, de l'enchevêtrement des cotylédons.

Les rapports d'assimilation se sont trouvés compris entre 0,45 et 0,75. C'est qu'en effet les différences de teinte sont plus ou moins grandes. Dans deux expériences ces rapports se sont abaissés à 0,27 et 0,30. Mais sur vingt expériences, douze m'ont fourni des résultats voisins de 0,75.

Parmi toutes ces expériences, je ne cite que la suivante :

	CO ² =	8,61
Air initial.....	O =	18,98
	Az =	72,41

Échanges gazeux dans les échantillons développés :

A la lumière.		A l'obscurité.	
+ O =	8,72	+ O =	7,12
— CO ² =	8,61	— CO ² =	7,01
Volume de l'air = 12 cent. cubes.		Volume de l'air = 11 cent. cubes.	
O dégagé... 0,12 × 8,72 = 1 ^{cc} ,04.		O dégagé... 0,11 × 7,01 = 0 ^{cc} ,78.	
Rapport d'assimilation.....		$\frac{0,78}{1,04} = 0,75.$	

Si l'on examine les sections transversales des cotylédons employés, on voit que chez ceux qui proviennent de l'obscurité le tissu assimilateur est moins important, les chloro-leucites sont moins nombreux et moins verts que ceux qui se sont développés à la lumière et les différences observées sont, autant qu'on en peut juger, de même valeur que celles qui ont été signalées au sujet des Laitues et des Romaines,

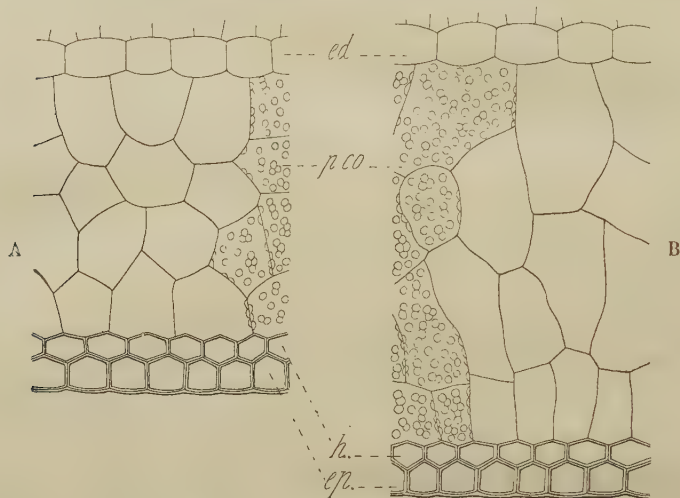


Fig. 10 et 11. — A, cotylédon de Pin Pignon (obscurité). — B, cotylédon de Pin Pignon (lumière). — *ep*, épiderme; *h*, hypoderme; *p.co*, parenchyme cortical; *ed*, endoderme.

par exemple, ces dernières plantes ayant fourni, elles aussi, des rapports d'assimilation voisins de 0,75 (fig. 10 et 11).

Quand ces rapports se sont abaissés à 0,30, les chloro-leucites formés à l'obscurité étaient jaunâtres, légèrement teintés de vert, ce qui explique facilement la faiblesse de l'énergie assimilatrice. C'est ce chiffre que j'ai obtenu presque toujours quand, dans une autre série d'expériences, je me suis servi de plantules ayant depuis quelques jours épuisé leurs réserves.

Je me suis rendu compte en outre que l'intensité respiratoire est la même dans les échantillons venus à l'obscurité ou à la lumière, en sorte que les différences d'énergie assimilatrice

constatées ne peuvent être attribuées qu'aux chloroleucites.

Enfin, j'ai exécuté un certain nombre d'expériences d'assimilation en plein soleil et à une lumière très diffuse ; et, pour les mêmes échantillons, j'ai obtenu des rapports identiques d'énergies assimilatrices, ce qui démontre que les chlorophylles formées à l'obscurité ne sont pas, au moins en ce qui concerne la décomposition de l'acide carbonique, adaptées à une intensité lumineuse faible. On se rappelle qu'une pareille observation a déjà été faite au sujet de la matière verte des plantes rouges.

Conclusions. — Les organes qui ont verdi à l'obscurité complète sont capables d'assimiler quand on les expose à la lumière.

Leur énergie assimilatrice, comparée à celle des mêmes organes qui ont verdi à la lumière, paraît ne dépendre que du développement des tissus chlorophylliens, ainsi que du nombre, des dimensions et de la teinte des chloroleucites dans chaque cellule.

On peut se demander maintenant quelle est bien la signification de ces chlorophylles qui se forment ainsi et ne peuvent remplir leur fonction essentielle, puisque la lumière fait défaut. Faut-il considérer celle qui se forme chez le *Nostoc*, par exemple, comme un de ces organes témoins si fréquents dans le domaine de la Biologie, qui ne jouent aucun rôle, mais qui persistent quand certaines conditions sont réalisées ; ou bien, au contraire, cette matière verte ne contribuerait-elle pas à transformer le sucre absorbé (1) et sans lequel elle ne se forme pas en d'autres produits organiques ? Est-ce également un organe témoin dans l'*Halosphaera viridis*, race d'Algues adaptée à la vie dans l'obscurité ? Dans l'état actuel de la science, ces questions, pourtant si importantes, ne comportent pas de réponse positive.

(1) Bouilhac, *loc. cit.*

c. *L'assimilation chorophyllienne chez les plantes ayant crû dans des lumières inégalement réfrangibles.* — Des recherches de Gardner, Draper, Daubeny et Guillemin par la méthode du spectre, de celles de Gardner, Sachs, Wiesner par la méthode des écrans absorbants, il résulte que les radiations qui sont le plus lumineuses pour notre œil, celles dont la longueur d'onde est moyenne et qui correspondent par conséquent au jaune, favorisent le plus le verdissement. L'action verdissante décroît de chaque côté tout en persistant jusqu'à une certaine distance dans l'ultra-violet et l'infrarouge. D'autre part, la nature des radiations, ainsi que cela ressort d'un travail encore inédit de M. Teodoresco (1) a une influence marquée sur la structure; on comprend alors qu'en faisant développer des plantes dans des lumières inégalement réfrangibles, on puisse obtenir des teintes très variées tirant soit sur le vert, soit sur le jaune. Je me suis proposé de rechercher quelles relations il y a entre ces colorations différentes et l'énergie assimilatrice.

Mes expériences ont porté sur des feuilles de Maïs et d'Arachide mises obligeamment à ma disposition par M. Teodoresco.

Les pieds de Maïs et d'Arachide s'étaient développés complètement dans des cases placées côte à côte, séparées par des cloisons opaques, et dont les faces latérales et supérieure étaient formées de verres colorés.

Ces verres, au nombre de trois : bleus, rouges et verts, ont été étudiés au spectroscope. Les premiers laissaient passer toute la partie la plus réfrangible du spectre jusqu'au milieu du jaune; les seconds n'étaient perméables qu'aux radiations rouges; enfin les troisièmes laissaient passer le vert avec très peu de jaune.

C'est dans la lumière bleue que les feuilles ont acquis la teinte verte la plus foncée; dans la lumière rouge, elles sont un peu moins vertes; enfin, dans la lumière verte, les

(1) Le travail en question paraîtra prochainement.

feuilles sont presque jaunes (Pl. III et IV, fig. 10_a, 10_b et 10_c).

Arachide (*Arachis hypogaea*). — Les trois feuilles sont mises à assimiler chacune dans une éprouvette contenant de l'air dont la composition est la suivante :

CO ² =	9,34
O =	18,30
Az =	72,36

Au bout d'une demi-heure, en plein soleil, la feuille provenant de la lumière bleue avait dégagé 0^{cc},054 d'oxygène; celle qui provenait de la lumière rouge 0^{cc},041, et enfin celle qui provenait de la lumière verte 0^{cc},027.

Les différences de teinte n'ont pas une influence aussi sensible qu'on eût été porté à le croire; en effet, avec la feuille jaunâtre et la feuille très verte, le rapport d'assimilation s'est élevé à $\frac{0,027}{0,054} = 0,50$.

Dans la lumière bleue, le tissu palissadique est formé de deux assises de cellules très allongées; la différenciation de ce tissu est très imparfaite dans les deux autres feuilles, surtout dans celle provenant de la lumière verte (1). Les chloroleucites sont très foncés et à contours très nets dans les deux feuilles les plus vertes; ils sont très peu colorés au contraire dans la feuille jaunâtre, et même on voit de temps en temps la chlorophylle à l'état diffus dans le protoplasme.

Maïs (*Zea Mays*). — Les différences de teinte ont été plus marquées qu'avec l'Arachide, ce qui influe d'autant sur le pouvoir assimilateur. Ainsi, j'ai trouvé comme quantités d'oxygène dégagé les chiffres suivants : 2^{cc},44; 1^{cc},60 et 0,82; les rapports d'assimilation, en prenant pour unité le volume de gaz émis par la feuille la plus verte, ont été de 0,66 et 0,33 seulement, alors qu'avec l'Arachide ils s'élevaient à 0,75 et 0,50.

(1) Ces renseignements anatomiques m'ont été fournis par M. Teodorresco.

Dans la feuille provenant de la lumière bleue, les chloro-leucites sont nombreux, bien verts, quoique très granuleux ; leurs dimensions varient de 5 à 8 μ . Dans les deux autres feuilles, ils sont plus petits (3 à 4 μ) ; très verts dans la feuille provenant de la lumière rouge, ils sont moins nombreux et jaunâtres dans celle qui provient de la lumière verte. De telles différences anatomiques, comparées à celles qui ont été signalées chez l'Arachide, rendent très bien compte des variations correspondantes dans les rapports d'assimilation.

Conclusions. — L'intensité du verdissement et la structure variant avec la réfrangibilité, les plantes qui se développent dans une lumière bleue contenant toutes les radiations de la moitié droite du spectre sont plus vertes que celles qui ne reçoivent que des rayons rouges, ces dernières étant elles-mêmes beaucoup plus foncées que celles qui se développent dans la lumière verte.

Si l'on fait assimiler ces plantes inégalement colorées, on voit que l'énergie avec laquelle elles décomposent l'acide carbonique concorde parfaitement d'une part avec l'intensité de la teinte verte, et d'autre part avec la structure et la quantité de chlorophylle.

Nota. — Je n'ai pas la prétention, par les questions qui viennent d'être étudiées, d'avoir dit tout ce qu'il y a d'essentiel sur l'influence de la lumière. Il faudrait encore envisager le rôle de l'intensité et celui de la continuité et de la discontinuité de la radiation. Mais ce sujet, sur lequel nous n'avons guère que les résultats expérimentaux obtenus par MM. G. Bonnier et Gêneau de Lamarlière (1) (voir *Introduction*, p. 7), est extrêmement vaste, et bien que je l'aie

(1) De ces résultats, il découle en particulier que le développement du tissu palissadique exerce une influence considérable sur l'énergie assimilatrice ; c'est d'ailleurs ce qui ressort très nettement de la plupart des conclusions contenues dans le présent travail.

abordé en plusieurs points, j'ai dû le laisser de côté afin de ne pas donner à ce travail une trop grande étendue.

CHAPITRE II

ACTION DE LA TEMPÉRATURE.

La température exerce aussi une action puissante sur la structure et la coloration des plantes, et par suite sur l'énergie assimilatrice.

a. *L'énergie assimilatrice des plantes développées à des températures différentes.* — Dans des expériences encore inédites concernant l'influence de la chaleur sur la structure, M. Gaston Bonnier a cultivé un certain nombre d'espèces variées dans deux armoires situées côte à côte et à la même exposition nord. L'une de ces armoires avait ses parois entourées de glace, en sorte que sa température était en moyenne de 5 degrés inférieure à celle de l'autre. Les plantes de chaque espèce mises en expérience provenaient d'un même pied qu'on avait divisé en deux, ou d'une même branche si c'était une bouture ; on éliminait ainsi les influences individuelles, et dans ces conditions les différences observées dans la structure et aussi dans la coloration des feuilles ne pouvaient être attribuées qu'à la température.

Après trois mois de séjour dans les armoires, quand les plantes furent bien développées, je pris des feuilles adultes de chaque espèce aussi comparables que possible, et je les mis à assimiler dans les mêmes conditions d'éclairement et de température.

Sur 8 plantes, 6 accusèrent des différences assez notables dans l'énergie assimilatrice, ainsi qu'en témoigne le tableau suivant :

Air initial.....	{	CO ² =	7,06
		O =	19,00
		Az =	73,94

PLANTES	QUANTITÉS D'OXYGÈNE DÉGAGÉ PAR UNITÉ DE SURFACE		RAPPORTS D'ASSIMILATION
	Armoire chaude.	Armoire froide.	
	c.c.	c.c.	
<i>Stachys silvatica</i>	0,097	0,060	0,62
<i>Agrimonia Eupatoria</i>	0,040	0,024	0,60
<i>Carpinus Betulus</i>	0,018	0,014	0,77
<i>Quercus Robur</i>	0,035	0,028	0,80
<i>Tropæolum majus</i>	0,017	0,013	0,76
<i>Geranium Robertianum</i> ..	0,025	0,016	0,64
<i>Pelargonium</i>	0,014	0,015	1
<i>Fragaria vesca</i>	0,037	0,036	1

Si l'on parcourt ce tableau, on voit que le *Pelargonium* et le Fraisier ont présenté la même énergie assimilatrice dans les deux armoires. D'ailleurs, la coloration verte était la même pour les deux températures et la structure aussi. Les chloroleucites étaient en même nombre et avaient les mêmes dimensions et la même teinte.

Considérons maintenant les autres plantes avec lesquelles se sont manifestées des différences notables.

Le *Stachys* qui provient de l'armoire chaude a des feuilles très vertes ; l'épaisseur du mésophylle est de 86 μ ; les chloroleucites sont nombreux, et leur diamètre moyen est de 5 ou 6 μ . Celui qui provient de l'armoire froide a des feuilles moins vertes ; cela tient à ce que, d'une part, le mésophylle est moins épais (70 μ), les cellules palissadiques sont moins allongées et moins serrées, et que, d'autre part, les grains de chlorophylle sont, surtout dans ces dernières, moins nombreux, moins verts et à granulations incolores plus apparentes (fig. 12 et 13, et Pl. III et IV, fig. 1_a et 8_b).

La structure anatomique, moins favorable à l'assimilation dans la feuille provenant de l'armoire froide, et la plus faible teneur en chlorophylle, suffisent donc parfaitement à expliquer le rapport d'assimilation 0,62.

L'examen des feuilles de *Geranium*, de Chêne, de Charme, de Capucine, d'Aigremoine révèle des faits absolument ana-

logues à ceux qui viennent d'être rapportés. Mais avec le Charme, le Chêne et la Capucine, les différences structurales sont moins grandes qu'avec le *Stachys*, l'Aigremoine et le

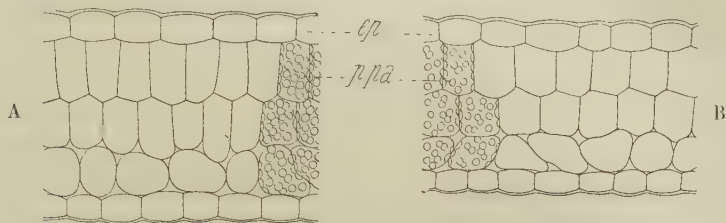


Fig. 12 et 13. — Feuille de *Stachys silvatica*. — A, armoire chaude ; B, armoire froide. Mêmes lettres que précédemment.

Geranium, ce qui explique que les rapports d'assimilation soient plus élevés.

Conclusions. — La température, au moins dans de certaines limites, favorise à la fois et la formation de la chlorophylle et le développement et la différenciation du parenchyme des feuilles (recherches de M. Bonnier).

Ces modifications, qui accentuent la teinte verte de ces dernières, contribuent en même temps à accroître leur énergie assimilatrice.

b. *L'énergie assimilatrice chez les plantes qui ont été soumises dans le cours de leur développement à l'alternance de températures extrêmes.* — Les expériences qui précèdent ne portent que sur des différences de température relativement faibles. M. G. Bonnier (1), cherchant à provoquer artificiellement les caractères alpins chez les végétaux, a eu l'occasion précisément de cultiver des plantes recevant journellement dans le cours de leur développement des quantités de chaleur très différentes.

Les expériences ont porté sur des plantes vivaces et des plantes annuelles. Les premières provenaient pour chaque

(1) G. Bonnier, *Expériences sur la production des caractères alpins des plantes par l'alternance des températures extrêmes* (C. R. Acad., t. CXXVII, p. 307 ; 1898).

espèce du même pied, afin d'éliminer, ainsi qu'il a déjà été dit, les caractères individuels (*Trifolium repens*, *Teucrium Scorodonia*, *Senecio Jacobaea*). Les secondes étaient issues de graines récoltées sur le même plant (*Vicia sativa*, *Avena sativa*, *Hordeum vulgare*).

Un premier lot fut placé dans une étuve entourée sur ses trois faces de glace fondante renouvelée deux fois par jour, les plantes étant exposées au nord ; les températures extrêmes étaient 4° et 9°, et la moyenne 7 degrés.

Un deuxième lot fut placé dehors, les températures extrêmes étant 15° et 30°, la moyenne 20 degrés.

Enfin, un troisième lot passait régulièrement la nuit dans l'étuve à glace et la journée dehors, comme le lot n° 2.

Au bout de deux mois, les caractères alpins étaient apparus dans le lot n° 3 soumis aux conditions alternantes de température, c'est-à-dire que les entre-nœuds étaient proportionnellement plus courts, les tiges robustes, les feuilles plus petites, plus épaisses et plus fermes, la floraison plus hâtive, les fleurs plus colorées.

M. Bonnier a montré en outre que l'état hygrométrique n'est pour rien dans ces modifications.

En faisant la comparaison des feuilles dans les trois lots, il apparaissait nettement que la coloration verte la moins foncée se rencontrait toujours dans le lot n° 3 (plantes aux caractères alpins). Les feuilles provenant de l'étuve à glace (lot n° 1) étaient glabres et d'un vert foncé, mais gai, tandis que celles du dehors (lot n° 2) étaient d'un vert foncé, mais terne.

Les plantes du lot n° 3, en ce qui concerne la coloration du feuillage, n'avaient donc pas acquis complètement tous les caractères alpins, quelque condition sans doute n'ayant pas été convenablement remplie. Or, M. Bonnier (1) a montré que dans les montagnes les feuilles sont plus épaisses et d'un vert plus foncé que dans la plaine, que le tissu assimilateur

(1) G. Bonnier, *loc. cit.*

y est mieux disposé pour la fonction chlorophyllienne, laquelle est par suite toujours plus intense par unité de surface.

J'ai précisément exécuté un travail analogue sur les feuilles des plantes ayant servi à l'expérience qui a été rapportée plus haut (1). Toutefois, je n'ai cru pouvoir opérer qu'avec les feuilles des plantes vivaces (*Teucrium Scorodonia*, *Senecio Jacobaea*, *Trifolium repens*), car avec les plantes annuelles, surtout avec les Graminées qui ont été atteintes par la rouille, il m'était pour ainsi dire impossible d'avoir des échantillons comparables.

Germandrée (*Teucrium Scorodonia*). — Les feuilles ont une coloration d'un vert frais et foncé dans le lot n° 1, comme je l'ai dit plus haut, d'un vert foncé et terne dans le lot n° 2 et d'un vert pâle dans le lot n° 3 (Pl. III et IV, fig. 9_a, 9_b, 9_c).

Mais c'est dans ce dernier lot que le mésophylle est le plus épais (caractère alpin); il mesure 67 μ , alors qu'il varie entre 40 et 45 μ dans les deux autres. En outre, dans ce lot n° 3, la feuille a deux assises palissadiques très nettes, dont la première mesure 30 μ environ, tandis que dans les lots n° 2 et n° 1 il n'y a qu'une assise semblable de 18 à 20 μ . Ajoutons que dans le lot n° 1 les cellules de cette assise sont très larges par rapport à leur longueur, le mésophylle tout entier étant en somme peu différencié, comme dans les feuilles très jeunes développées au dehors.

Les chloroleucites ont à peu près partout les mêmes dimensions, mais ils sont peu colorés et très granuleux dans le lot n° 3. Ils sont au contraire serrés dans le lot n° 2 (Pl. II, fig. 8, 9, 10).

J'ai fait assimiler ces feuilles dans de l'air ayant la composition suivante :

CO ² =	8,80
O =	18,72
Az =	72,48

(1) G. Bonnier, *Caractères anatomiques et physiologiques des plantes rendues artificiellement alpines par l'alternance des températures extrêmes* (C. R. Acad., t. CXXVIII, p. 1143; 1899).

Après une demi-heure d'exposition au soleil, la température étant de 22°, la feuille du lot n° 1 avait dégagé 0^{cc},200 d'oxygène par centimètre carré; celle du lot n° 2 0^{cc},265, et celle du lot n° 3 0^{cc},271. Trois autres expériences m'ont fourni des chiffres qui sont dans les mêmes rapports que les précédents.

Les feuilles aux caractères alpins, quoique moins vertes, assimilent donc un peu plus que celles qui se sont développées au dehors, et notablement plus que celles qui proviennent de l'étuve à glace, et dont la coloration est pourtant très foncée. L'épaisseur du mésophylle et le développement plus parfait du tissu palissadique ont compensé, et au delà, la diminution de la chlorophylle dans chaque cellule. Si ce dernier phénomène avait été évité, on aurait certainement retrouvé, avec les lots n° 2 et n° 3, les résultats obtenus par M. Bonnier sur l'assimilation comparée des plantes de la plaine et de la montagne.

Séneçon (*Senecio Jacobaea*). — Les feuilles des lots n° 2 et n° 3 ont dégagé 0^{cc},060 d'oxygène par centimètre carré, et celles du lot n° 1, 0^{cc},042 seulement. Les différences de structure et de coloration étaient très nettes: c'est ainsi que le tissu palissadique était très développé dans le lot n° 3 (135 μ contre 80 dans le n° 2); mais les chloroleucites étaient plus petits (3 μ au lieu de 5 à 7) et beaucoup moins verts. Le mésophylle, dans le lot n° 1, était peu différencié; les chloroleucites y mesuraient 4 μ de diamètre; ils étaient plus verts que dans le lot n° 3, mais moins cependant que dans le lot n° 2.

Toutes ces différences anatomiques s'accordent donc encore parfaitement avec celles qui ont été mises en évidence dans l'énergie assimilatrice.

Trèfle (*Trifolium repens*). — C'est toujours la feuille la plus pâle, celle du lot n° 3, qui assimile le plus; elle a dégagé en effet 0^{cc},067 d'oxygène par centimètre carré; mais, cette fois,

la feuille du lot n° 2 n'a émis que 0^{cc},050 d'oxygène, alors que celle du lot n° 3 en a dégagé 0^{cc},061 ; c'est donc le contraire de ce qui s'est produit dans les deux plantes précédentes.

Mais dans le lot n° 1 les feuilles se sont trouvées aussi épaisses que dans le lot n° 3 (150 à 160 μ), alors que celles du lot n° 2 ne mesuraient que 90 μ . Les feuilles du lot n° 3 n'ont eu l'avantage, au point de vue assimilateur, sur celles du lot n° 1, que grâce au développement plus parfait, dans un mésophylle de même épaisseur, du tissu palissadique.

Conclusions. — L'alternance des températures extrêmes engendre, comme l'a montré M. Bonnier, les caractères alpins des plantes : en particulier, elle augmente l'épaisseur des feuilles, accentue le développement du tissu palissadique. *Elle rend en même temps la fonction-chlorophyllienne plus active.*

Mais l'intensité de la coloration verte *ne concorde pas ici*, au moins dans les expériences qui viennent d'être rapportées, avec l'intensité de l'assimilation ; c'est ainsi que les feuilles les plus pâles, celles qui ont été soumises aux conditions alternes de température, décomposent plus activement que les autres le gaz carbonique, la réduction de la chlorophylle dans chaque cellule ayant été plus que compensée par le développement et la différenciation du mésophylle.

CHAPITRE III

ACTION DES SELS.

Un certain nombre de sels ont une influence très marquée sur la production de la chlorophylle, et par suite sur la coloration et l'énergie assimilatrice.

Parmi ces sels, les uns gênent la formation de la matière verte, les autres la favorisent. On sait également que l'action nuisible ne se manifeste qu'à partir d'une dose variable avec la nature du sel employé et que l'action

favorable finit par changer de sens quand la dose incorporée au sol ou au liquide nutritif dépasse un certain maximum.

Il n'entre pas dans le cadre de ce travail d'expérimenter sur tous les principaux types de sels successivement et d'examiner leur influence sur la coloration et l'énergie assimilatrice des plantes. Je veux me borner à commenter brièvement, et grâce à quelques expériences que j'ai exécutées à cette occasion, les faits les plus importants se rattachant à l'action des *nitrates*, des sels de *fer* et de *cuivre* ; j'exposerai ensuite les recherches que j'ai entreprises sur l'assimilation chlorophyllienne chez les plantes croissant dans les terrains *salés* des bords de la mer et chez celles qui deviennent *chlorotiques*, notamment dans les terres trop riches en calcaire.

a. *Action des nitrates*. — Depuis les expériences de Bous-singault, Vilmorin, Kuhlmann, Lawes et Gilbert, on connaît le rôle considérable exercé par les nitrates sur le verdissement et le développement des plantes, et en particulier des Graminées. Il n'est pour ainsi dire pas d'agriculteur aujourd'hui qui ignore l'influence bienfaisante du salpêtre du Chili, le *nitrate de soude*, sur les Céréales au sortir de l'hiver. Avec des doses de 300 à 500 kilogrammes à l'hectare, on provoque la formation d'un feuillage abondant et d'une teinte verte très foncée. Les nitrates, à la condition, bien entendu, que la base ne soit pas toxique, sont donc de puissants agents du verdissement.

La teinte verte très foncée qui se produit ainsi est bien due à l'abondance de la chlorophylle. Si l'on examine en effet des feuillages de Graminées qui ont crû dans des sols pauvres, on voit que les chloroleucites sont moins nombreux, moins gros et surtout moins verts que ceux des feuilles des mêmes plantes ayant subi l'action des nitrates.

D'autre part, l'énergie assimilatrice de ces feuilles très vertes est notablement supérieure à celle des feuilles restées pâles par suite du défaut d'azote nitrique. J'ai cultivé dans la

terre sableuse et peu fertile du Laboratoire de Biologie végétale (Sables de Fontainebleau) des carrés d'Avoine et de Blé dont les uns ont été arrosés à l'eau pure et les autres avec des solutions contenant du nitrate de soude ; les doses de nitrate employées ont varié entre 300 et 1 000 kilogrammes à l'hectare. Or, les rapports d'assimilation des feuilles ont été compris entre 0,65 et 0,45 ; les arrosages au nitrate ayant été effectués quand les plantes avaient acquis déjà un certain développement, la structure des feuilles n'a pas été modifiée quant à l'importance et à la différenciation du parenchyme assimilateur ; mais les chloroleucites se sont multipliés, ont grandi et surtout sont devenus très verts. *Les variations de l'énergie assimilatrice s'accordent donc aussi bien que possible avec celles de la coloration.*

Ces résultats semblent, au premier abord et dans une certaine mesure, en contradiction avec ceux qui ont été obtenus par Gilbert (1), à Rothamsted. Ce savant agronome, en effet, a montré que les quantités de carbone assimilé ne sont pas proportionnelles aux quantités de chlorophylle formée sous l'influence des engrais ; ainsi, du Blé et de l'Orge qui n'ont reçu que des sels ammoniacaux renferment plus de chlorophylle et d'azote, et cependant les poids de carbone assimilé à l'hectare ont été moindres qu'en employant comme engrais des sels ammoniacaux et des sels minéraux.

Mais, n'oublions pas qu'en employant des engrais différents et dès le début du développement, on modifie la structure des plantes (2) et par conséquent l'énergie assimilatrice. Deux feuilles de même surface, et dans le même état physiologique, contenant la même quantité de chlorophylle, mais ayant des structures différentes, peuvent fort bien décomposer l'acide carbonique avec des intensités très inégales. Enfin, il n'y a pas proportionnalité *rigoureuse* entre les énergies assimilatrices des feuilles isolées et les gains de

(1) *Gardener's Chronicle*, 1885.

(2) Dassonville, *Influence des sels sur la structure des végétaux* (Thèse de Doctorat. Paris, 1898).

carbone faits par les plantes entières, d'une part, entre la quantité de chlorophylle d'une feuille et l'intensité de la teinte verte, d'autre part.

b. *Action des sels de fer.* — L'influence des sels de fer sur la formation de la chlorophylle, malgré les controverses si nombreuses auxquelles elle a donné lieu, est aujourd'hui hors de doute.

Eusèbe Gris (1), dès 1845, traitait la *chlorose* des plantes en incorporant au sol des cristaux de sulfate de fer ou en pulvérisant sur les feuilles malades des solutions de ce sel.

Arthur Gris (2) a montré ensuite que les feuilles qui ont reverdi grâce au fer contiennent des grains de chlorophylle plus nombreux, à contours très nets et de teinte foncée.

Le fer favorise donc le verdissement.

M. Ad. Chatin (3) a prétendu cependant que le reverdissement chez les plantes chlorotiques est dû non à la formation de chlorophylle, mais de tannate de fer insoluble qui se fixe à la manière des teintures sur l'enveloppe cellulosique des tissus. Mais cette assertion est fausse.

Decaisne (4) et après lui de nombreux expérimentateurs ont vérifié l'exactitude des expériences de Gris. Aussi, depuis un certain nombre d'années, l'emploi du sulfate de fer pour le traitement de la chlorose est entré dans le domaine de la pratique agricole et horticole.

Les insuccès obtenus par quelques expérimentateurs tiennent sans doute à la nature du sol, aux doses employées qui, trop faibles, n'agissent pas, et, trop fortes, tuent les plantes; ils tiennent aussi à ce fait que la chlorose peut être produite par des causes très différentes contre lesquelles le fer ne doit pas toujours lutter seul.

(1) Eusèbe Gris, *C. R. Acad.*, 1845, p. 1386.

(2) Arthur Gris, *Recherches microscopiques sur la chlorophylle* (Thèse de Doctorat. Paris, 1857, 29).

(3) Ad. Chatin, *Bull. Soc. bot. de France*, 2^e série, t. VIII, 1886, p. 343.

(4) Decaisne, *Revue horticole*, 1868, p. 221.

En réalité, nous connaissons encore mal l'étiologie de la chlorose, et tous les troubles qu'elle engendre chez les plantes, mais l'influence des sels de fer sur la formation de la chlorophylle est incontestable.

D'ailleurs, on sait aujourd'hui, surtout depuis les expériences de Salm Horstmar (1) et de Sachs (2), que les végétaux qui se développent dans un milieu dépourvu de fer deviennent vite chlorotiques et finissent par périr. Si l'on ajoute à ce milieu l'élément ferrugineux qui fait défaut, les plantes reverdissent et prospèrent. En cultivant des plantes dans une solution de Knop privé de fer et en ajoutant au bout d'un certain temps 1/1000 de sulfate de fer, j'ai pu constater sur la Luzerne et le Maïs les mêmes phénomènes.

Zimmermann (3) a montré récemment que par l'apport du fer les chloroleucites se multiplient, prennent une coloration plus intense et que leurs fonctions deviennent plus actives.

J'ai vérifié facilement cette dernière assertion en faisant assimiler comparativement des feuilles de Maïs qui, s'étant développées dans un milieu privé de fer, sont devenues jaunâtres, et des feuilles de la même plante qui ont reverdi par l'addition au liquide nutritif de 1/1000 de sulfate de fer. Les rapports d'assimilation ont été compris entre 0,35 et 0,40 et ils correspondaient à des différences histologiques de même ordre que celles qui ont été signalées par Zimmermann.

Cette action du fer, constatée il y a quarante ans, s'accordait d'ailleurs très bien avec les recherches de Verdeil (4), puis celles de Boussingault (5), d'après lesquelles la chlorophylle renfermerait du fer, comme l'hémoglobine des globules rouges du sang. On comparait la chlorose des plantes

(1) Salm Horstmar, *Ann. de chim. et de phys.*, 3^e série, t. XXXII, p. 460.

(2) Sachs, *Arbeiten. d. bot. Instit. in Würzburg*, vol. III, p. 433.

(3) Zimmermann, *Beitrage zur Morphologie und Physiologie der Pflanzenzelle*, 1890-1893.

(4) Verdeil, *loc. cit.*

(5) Boussingault, *Agronomie*, t. V, p. 131.

à l'anémie humaine et il paraissait tout à fait logique que les composés ferrugineux fussent le remède commun à ces deux affections. Mais des recherches ultérieures, celles de M. A. Gautier notamment, en 1873, et qui ont été vérifiées par Molisch en 1894, ont montré que la molécule de chlorophylle est dépourvue de fer. Alors ceux qui niaient l'action du fer sur la formation de la matière verte ont cru pouvoir triompher.

Il paraît établi, en effet, surtout depuis les travaux de Hayem (1), que le fer, dans le traitement de l'anémie, est bien absorbé par le tube digestif, et qu'il est réellement employé à la formation d'hémoglobine qui contient cet élément; mais on voudra bien remarquer qu'il n'est nullement absurde de concevoir que le fer puisse favoriser la formation et le développement des leucites destinés à verdier et dans la constitution desquels il entre, ainsi qu'exciter le protoplasma à produire de la chlorophylle sans pour cela faire partie intégrante de la molécule de cette dernière substance.

En résumé, il est incontestable que le fer a une influence marquée sur la production de la chlorophylle.

Les feuilles qui reverdissent sous l'influence des ferrugineux ont dans chaque cellule des chloroleucites plus nombreux, plus gros et plus colorés, et leur énergie assimilatrice se trouve accrue dans de notables proportions.

c. Action des sels de cuivre. — De nombreux expérimentateurs et en particulier Naegeli, Haselhof, Lœw, Otto, Coupin, ont montré que les sels de cuivre sont toxiques pour les racines, même à une dose très faible.

Cette question de la toxicité des sels de cuivre a beaucoup préoccupé dans ces derniers temps les agronomes et les physiologistes. Aujourd'hui, en effet, on pulvérise des solutions de sulfate de cuivre à 3 ou 4 p. 100 sur les champs

(1) Hayem, *Leçons de thérapeutique*, 2^e série. Paris, 1890.

de céréales afin de détruire cette mauvaise herbe si envahissante qu'on appelle la Sanve ou Moulardon (*Sinapis arvensis*); les feuilles délicates et poilues de la Crucifère sont vite brûlées alors que celles des Céréales résistent parfaitement.

On sait aussi que les sels de cuivre sont très employés pour combattre les maladies cryptogamiques; les différentes préparations connues sous le nom de bouillies (bouillie bordelaise ou à la chaux, bouillie bourguignonne ou à la soude, bouillie au savon, bouillie sucrée, etc.) font merveille contre les Péronosporées parasites des feuilles et en particulier contre le *Plasmopara viticola* qui cause le mildiou de la Vigne, le *Phytophthora infestans* qui attaque la Pomme de terre, le *Bremia Lactuceæ* ou champignon du Meunier des Laitues.

Mais il résulte en outre d'un certain nombre d'observations que les sels de cuivre appliqués sur les feuilles auraient, en dehors de leur action anticryptogamique, une influence bienfaisante sur la végétation.

M. Rumm (1) notamment, a montré que les feuilles traitées à la bouillie bordelaise prennent une teinte verte plus accentuée par suite de l'augmentation de la chlorophylle. Des horticulteurs affirment qu'ils obtiennent de belles plantes à feuillage foncé grâce à des pulvérisations de sels de cuivre. De nombreux viticulteurs ont remarqué que les vignes sont souvent plus vigoureuses et plus vertes les années de maladie, quand les sulfatages ont été énergiques, qu'en temps ordinaire où, par suite de l'absence de mildiou, on ne pulvérise pas sur les feuilles de bouillie cuprique.

M. Rumm, par des recherches spectroscopiques, n'est pas arrivé à mettre en évidence la présence du cuivre dans les feuilles traitées; mais on sait que la méthode électrolytique est plus délicate et que c'est grâce à elle qu'on a pu trouver des traces de cuivre dans un grand nombre de plantes croissant

(1) Rumm, *Ueber die Wirkung der Kupferpreparate bei Bekämpfung der sogenannten Blattfallkrankheit der Weinrebe* (Berich. d. deutsch. Bot. Gesell., 1893, Bd. XI, p. 79).

naturellement; cette méthode aurait peut-être permis de déceler la présence du cuivre dans les feuilles qui ont reçu des pulvérisations de bouillies cupriques. Mais il est encore possible que les quantités de cuivre absorbé soient si faibles que l'analyse ne puisse les révéler; à cette dose infime, loin d'être un poison pour la plante, le cuivre exciterait cette dernière à produire de la chlorophylle (1). Frank et Krüger (2) qui ont aussi observé l'action bienfaisante des sels de cuivre sur la végétation, sont portés à l'attribuer à des phénomènes oligodynamiques dans le sens de Naegeli.

Mais cette influence du cuivre sur la formation de la matière verte est-elle bien réelle? J'ai sulfaté des carrés de Pommes de terre et de Salades et des treilles de Vigne; j'ai observé que les plantes témoins étaient moins vertes que celles qui avaient été traitées. Mais il ne faut pas oublier que les Pommes de terre, les Salades, la Vigne, sont très souvent attaquées par les Péronosporées dont j'ai parlé plus haut; et alors, il est difficile de dire si l'action bienfaisante des pulvérisations s'est ou non bornée à préserver les feuilles du parasitisme des Champignons. J'ai expérimenté ensuite sur la Vigne-vierge, qui, elle, était absolument saine, mais les résultats n'ont pas été suffisamment concluants.

Mais, d'un autre côté, j'ai cultivé des Fèves et du Maïs dans du liquide de Knop auquel j'ai ajouté de faibles quantités de sulfate de cuivre. Quand la dose était si minime, 1/20 000 par exemple, que les racines étaient peu attaquées, je n'observais aucune influence sur le verdissement. A la dose de 1/10 000 au contraire, les feuilles prenaient une teinte très foncée; les racines, il est vrai, se développaient à peine et les dimensions des plantes et en particulier des feuilles se trouvaient notablement réduites (3).

(1) L. Mangin, *Revue de viticulture*, t. II, p. 29.

(2) Berich. d. deutsch. Bot. Gesell., 1894, 8.

(3) Il n'est pas inutile de rappeler ici ce qui a été observé par de nombreux expérimentateurs au Laboratoire de Biologie végétale de Fontainebleau, à savoir que les plantes cultivées dans l'eau distillée sont moins développées mais *plus vertes* que celles qui croissent dans le Knop normal.

Ces feuilles m'ont fourni alors une plus grande quantité d'oxygène dégagé en rapportant à l'unité de surface, que celles des plantes qui s'étaient développées dans le Knop normal. Le rapport d'assimilation pour les Fèves était voisin de 0,79 et pour le Maïs de 0,86. Les chloroleucites, surtout chez la Fève, étaient dans chaque cellule non pas plus nombreux, mais plus gros, plus colorés et à granulations très peu apparentes (Pl. II, fig. 11).

Ainsi donc le Cuivre, à des doses très faibles, 1/10 000 par exemple, absorbé par les racines que néanmoins il attaque, augmente la quantité de chlorophylle dans les cellules des feuilles et fait croître par là même et l'intensité de la coloration verte et l'énergie assimilatrice.

d. *Action du chlorure de sodium.* — *L'énergie assimilatrice chez les plantes du littoral.* — Les terrains salés, que l'on rencontre soit sur le bord de la mer, soit encore en plein continent, où ils constituent le fond d'anciens lacs d'eau saumâtre, présentent, on le sait, une flore caractéristique. On y rencontre aussi des espèces dites *ubiquistes*, c'est-à-dire qui, dans le cas dont nous nous occupons, croissent aussi bien sur les sols riches en chlorure de sodium que sur ceux qui en sont dépourvus.

La plupart de ces plantes ont un aspect tout particulier et que M. Costantin (1), dans une étude sur la flore du littoral, caractérise ainsi : « Le développement des plantes dans les terrains salés détermine un épaississement des feuilles, des tiges et des fruits, un changement dans la *nuance verte* de la plante et, dans quelques cas, une production abondante de poils sur tout l'individu. » Ces conclusions ont été vérifiées et développées depuis par M. Lesage (2) qui a comparé anatomiquement un grand nombre

L'augmentation de l'intensité de la teinte verte tient à la présence d'un peu de cuivre dans l'eau distillée.

(1) Costantin, *La flore du littoral* (Journ. de Bot., 1887, nos 3 et 4).

(2) Lesage, *Influence du bord de la mer sur la structure des feuilles*. (Thèse de Doctorat, Paris, 1890).

de plantes des bords de la Manche à des individus de même espèce venus au jardin botanique de Rennes ou croissant spontanément dans l'intérieur des terres. En outre, par des cultures expérimentales, en arrosant des plantes avec des dissolutions assez concentrées de chlorure de sodium dont les tissus s'enrichissent (1), M. Lesage a pu montrer que c'est bien ce sel qui produit les modifications de structure observées; modifications qui peuvent être, d'après ses recherches, résumées de la façon suivante : d'une part, augmentation de l'épaisseur du mésophylle, développement plus parfait du tissu palissadique et réduction des lacunes; d'autre part, formation moins abondante de chlorophylle, ce qui détermine chez les feuilles une coloration vert pâle ou vert jaunâtre caractéristique.

Au point de vue de la fonction chlorophyllienne, ces deux sortes de modifications sont nettement antagonistes. Si une feuille, en effet, a une épaisseur plus grande, un mésophylle plus riche en tissu palissadique et des lacunes moins développées, il semble qu'elle doive assimiler davantage, et c'est ce que pensait Henri Lecoq (2) qui, à propos des feuilles épaisses et charnues des plantes du littoral, disait que le sel « donne à ces organes une plus grande vitalité et une plus grande puissance de décomposition pour l'acide carbonique ». Mais, en revanche, si les chloroleucites sont moins nombreux, moins gros et surtout moins verts dans chaque cellule, il y a lieu de se demander quelle influence cette diminution de chlorophylle peut exercer sur l'assimilation, et quelle sera la résultante de ces deux effets opposés.

Brick (3), Lesage (4), Schimper (5) ont montré que la formation de l'amidon est plus ou moins entravée chez les plantes halophytes; mais aucune expérience directe n'ayant

(1) Lesage, *C. R. Acad.*, t. CXIV, p. 143.

(2) Henri Lecoq, *Géographie botanique*, t. III, p. 327, 1854.

(3) Brick, *Bot. Centralbl.*, t. XXXIX, 1889.

(4) Lesage, *C. R. Acad.*, 31 mars 1891.

(5) Schimper, *Indo-Malayische Strandflora*, 1891, p. 26.

été faite sur la décomposition de l'acide carbonique, je me suis proposé de combler cette lacune.

J'ai opéré sur des feuilles de plantes ubiquistes appartenant aux espèces suivantes : *Atriplex hastata*, *Beta maritima*, *Lycium barbarum*, *Plantago major*, *Tussilago Farfara*, *Senecio vulgaris*, *Polygonum ariculare*, *Medicago Lupulina*.

Pour que les comparaisons fussent exactes, il me fallait obtenir des échantillons dans le même état physiologique. Les plantes maritimes que je dois à l'obligeance de M. Costantin, m'étant envoyées de Criquebœuf (Calvados), ne pouvaient évidemment servir aux expériences qu'un certain temps après leur cueillette. Les échantillons de l'intérieur des terres devaient donc être aussi récoltés à l'avance. Pour que la similitude des conditions fût aussi complète que possible, à un jour et à une heure fixés à l'avance, des feuilles d'une même espèce étaient recueillies d'une part sur le bord de la mer, et, d'autre part, à Fontainebleau, entourées de mousse humide, puis placées dans une boîte en fer-blanc où elles restaient jusqu'au moment où on les utilisait au Laboratoire.

Parmi mes expériences, je ne citerai avec détails que la suivante :

Deux feuilles de *Lycium barbarum* sont placées dans deux éprouvettes contenant de l'air avec 7 p. 100 d'acide carbonique. L'exposition à la lumière solaire directe dure vingt minutes, la température ne dépassant pas 21 degrés. La composition de l'air initial est la suivante :

CO ² =	7,00
O =	19,05
Az =	73,95

Celle de l'air final est :

Pour la feuille du bord de la mer (surface de la feuille : 3 ^{cc} ; vo- lume d'air : 4 ^{cc} ,5).	CO ² = 6,40 O = 19,70 Az = 73,90	Pour la feuille de Fon- tainebleau (surface de la feuille : 2 ^{cc} ; volume d'air : 5 ^{cc}).	CO ² = 6,00 O = 20,10 Az = 73,90
---	---	--	---

On déduit facilement des analyses et des données ci-dessus que la feuille maritime a dégagé par centimètre carré, 0^{cc},0097 d'oxygène et la feuille terrestre 0^{cc},0250; le rapport d'assimilation est donc de 0,40.

En examinant les deux feuilles au microscope, j'ai observé que la première avait un mésophylle à tissu palissadique très serré, et dont l'épaisseur était de 283 μ ; pour la seconde, cette dimension s'abaissait à 170 μ ; mais les chloroleucites y étaient plus nombreux, plus gros et plus verts. Le plus grand développement du parenchyme en palissade n'arrive donc pas à compenser l'affaiblissement de la fonction chlorophyllienne causé par la réduction du pigment vert : la plante marine assimile moins par unité de surface que celle de l'intérieur des terres.

D'autres expériences faites avec la même espèce, et dans lesquelles presque tout l'acide carbonique a été décomposé, m'ont fourni des rapports d'assimilation compris entre 0,39 et 0,45.

Pour le *Senecio vulgaris*, j'ai obtenu 0,68, 0,65, 0,70. Avec le *Tussilago Farfara*, 0,40, 0,37, 0,35; les différences de coloration et surtout de structure étaient d'ailleurs très frappantes et en tout conformes à celles qu'a observées M. Lesage. Même conclusion pour le *Plantago major*; tous les résultats trouvés sont des nombres compris entre 0,35 et 0,40 (fig. 14 et 15, Pl. III et IV; fig. 7_a et 7_b).

Pour le *Beta maritima*, j'ai trouvé des rapports voisins de 0,85; d'ailleurs, les feuilles étaient peu différentes comme coloration; celles récoltées à Fontainebleau provenaient de *Beta Rapa*; mais on sait que cette plante, comme la première, n'est qu'une variété de *Beta vulgaris*.

En ce qui concerne le *Polygonum aviculare*, le rapport a été de 0,60.

Avec le *Medicago Lupulina*, il s'est élevé à 0,90. Dans les recherches de M. Lesage, cette plante faisait exception à la règle, relativement à la structure; la variété terrestre avait la plus grande épaisseur; mais dans les échantillons

que j'ai étudiés, il n'en était pas ainsi. Les feuilles provenant des bords de la mer avaient $180\ \mu$ d'épaisseur; celles de Fontainebleau, $120\ \mu$ seulement, et, chez les premières, l'assise en palissade située immédiatement sous l'épiderme avait des chloroleucites moins nombreux et moins verts.

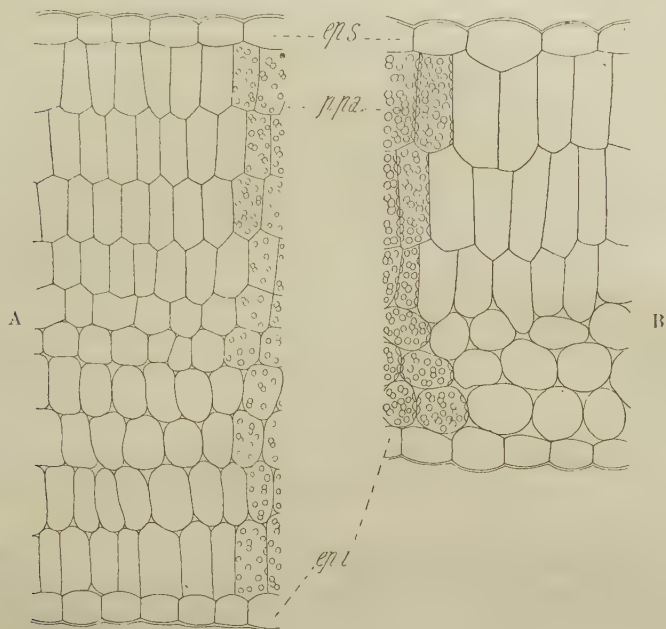


Fig. 14 et 15. — *Plantago major*. — A, feuille maritime; B, feuille de l'intérieur des terres. Mêmes lettres que précédemment.

Enfin, avec l'*Atriplex hastata*, le rapport d'assimilation s'est élevé à 1,25; mais les feuilles maritimes, bien qu'ayant peu de chlorophylle dans chaque cellule étaient beaucoup plus épaisses que celles provenant de Fontainebleau ($1360\ \mu$ contre 127). Remarquons toutefois qu'au point de vue de la plante entière, l'assimilation restait néanmoins inférieure, à cause du faible développement des feuilles en surface.

Avant de conclure, disons que selon Stahl (1), la cause

(1) Stahl, *Bot. Zeit.*, 1894, p. 233.

des faits observés par Schimper, à savoir la diminution de l'amidon dans les feuilles des plantes maritimes, réside dans la fermeture des stomates et par conséquent dans l'affaiblissement de la transpiration, ce dernier phénomène ayant été mis en évidence par Sachs et Pfeffer, chez les plantes cultivées dans une solution de chlorure de sodium.

Mais il est difficile d'admettre qu'une diminution de la transpiration, surtout chez des feuilles isolées et placées dans un milieu saturé d'humidité, ainsi que la fermeture des stomates aient une si grande influence sur la fonction chlorophyllienne. D'ailleurs Diels, dans une étude récente, nie toute action du sel sur les cellules stomatiques (1).

D'autre part l'énergie assimilatrice d'une feuille ne peut se mesurer rigoureusement par la quantité d'amidon trouvée à un moment donné. S'il en était ainsi, l'assimilation chez les plantes halophytes serait extrêmement faible, puisque Schimper a observé que par suite de l'action du chlorure de sodium, l'amidon ne se forme qu'en très petite quantité, ou même pas du tout (*Malcolmia maritima*, *Datura*, *Métel*, *Maïs*, *Cresson*, etc.).

Je crois donc que les différences observées dans l'intensité des dégagements d'oxygène chez les plantes maritimes et les plantes terrestres, et qui ne sont nullement proportionnelles à celles qu'on constate dans les quantités d'amidon formé, doivent s'expliquer surtout par les modifications de structure et la diminution de la matière verte.

Conclusions. — Les feuilles des plantes maritimes subissant une réduction de la chlorophylle sous l'influence du sel marin, ce qui leur donne une teinte *vert pâle* ou *vert jaunâtre*, acquièrent par contre une épaisseur plus grande et un développement plus marqué des tissus assimilateurs; mais cette modification de structure, qui est favorable à la

(1) Diels, *Stoffwechsel und Struktur der Halophyten* (Jahrb. f. wiss. Bot. Band XXXII. Heft 2, 1898, p. 309).

décomposition de l'acide carbonique, n'arrive pas à compenser l'action nuisible que produit le sel. L'assimilation, rapportée à l'unité de surface, reste en effet toujours moindre pour les feuilles d'une plante maritime que pour les feuilles comparables de la même espèce, croissant dans l'intérieur des terres.

e. *Action du carbonate de chaux. L'énergie assimilatrice chez les plantes chlorotiques.* — Un grand nombre de végétaux, et en particulier des arbres fruitiers comme le Poirier, se développent mal dans les sols riches en calcaire, surtout si cet élément se trouve dans un état physique tel que les eaux d'infiltration chargées d'acide carbonique puissent le dissoudre facilement. Ces végétaux perdent leur vigueur, et leur feuillage présente une *teinte jaunâtre*; on dit qu'ils sont *chlorotiques*. Les vignes américaines sont aussi très sujettes à la chlorose; aussi, dans les pays phylloxérés, le problème de la reconstitution rencontre-t-il de grandes difficultés, quand le sol est calcaire.

Poirier (*Pirus communis*). — J'ai eu l'occasion d'observer, à l'École d'agriculture du Chesnoy (Loiret), des Poiriers (variété *Beurré de Diel*) qui, végétant sur le calcaire de Beauce inférieur, lequel est constitué par des marnes riches en carbonate de chaux très attaquable, présentent tous les ans de la chlorose. Un grand nombre de feuilles sont absolument jaunes sur les deux faces; on ne voit de chlorophylle que le long des nervures. Entre les feuilles presque complètement jaunes et celles qui ne sont pas atteintes de chlorose, on rencontre tous les intermédiaires (Pl. III et IV; fig. 2_a et 2_b).

Je me suis proposé de rechercher quel rôle jouent ces feuilles jaunes, nettement chlorotiques, dans l'assimilation, et je les ai comparées, sous ce rapport, aux feuilles restées vertes.

Tout d'abord, à ma grande surprise, je l'avoue, j'ai trouvé

que ces feuilles chlorotiques dégagent de l'oxygène à la lumière. Leur teinte, très voisine de celle des plantes étiolées, permettait en effet de supposer que la résultante de l'assimilation et de la respiration se trouverait être en faveur de cette dernière fonction; or, c'est le contraire qui a lieu, et les feuilles les plus chlorotiques, qu'on prendrait de loin pour des feuilles panachées, m'ont donné des résultats analogues.

En expérimentant sur de telles feuilles et sur d'autres qui étaient restées vertes, j'ai trouvé presque toujours, comme rapports d'assimilation, des nombres compris entre 0,15 et 0,20.

Chez les feuilles chlorotiques le mésophylle était identique comme épaisseur et comme différenciation à celui des feuilles vertes; mais les chloroleucites du tissu palissadique étaient très décolorés, sauf cependant le long des nervures. Dans le parenchyme spongieux, au contraire, la décoloration des grains de chlorophylle était très faible.

M. Zimmermann (1) prétend que dans les cas de chlorose moyenne, les chromoleucites n'assimilent pas. Il est vraisemblable qu'il doit en être ainsi pour la plupart de ceux du tissu palissadique; en tout cas, ceux qui se trouvent dans le parenchyme spongieux et dans les cellules avoisinant les nervures doivent, par suite des résultats expérimentaux qui précèdent, avoir conservé la propriété de décomposer l'acide carbonique.

Vigne (*Vitis vinifera*). — Le cépage malade était le *Pineau*,

(1) Zimmermann, *loc. cit.*

Les conclusions de M. Zimmermann sont basées sur ce fait qu'on ne constate pas de formation d'amidon à la lumière. Mais on admet aujourd'hui, grâce à la connaissance des propriétés des diastases et contrairement à l'opinion de Sachs, que les hydrates de carbone provenant de l'assimilation ne passent pas nécessairement par la phase amidon (Duclaux *Traité de microbiologie*, t. II, p. 74. Paris, 1899). Aussi on ne peut apprécier avec précision l'énergie assimilatrice des feuilles en déterminant les quantités d'amidon qu'elles contiennent à un moment donné. J'ai déjà eu l'occasion de le faire remarquer au sujet des plantes végétant dans les terrains salés (Voy. p. 106).

si répandu en Bourgogne. Il provenait de vignobles de l'Aval-lonnais situés sur le lias supérieur. La chlorose, dans ce cas, n'était probablement pas due au calcaire, au moins d'une manière exclusive, mais peu importe la cause, au point de vue où je suis placé.

Les feuilles atteintes étaient jaunâtres, mais on voyait des lisérés verts sur le limbe, le long des nervures, plus larges que ceux dont il a été question chez le Poirier. Au microscope, le tissu palissadique était presque complètement décoloré, mais le parenchyme lacuneux présentait encore une teinte verte à peu près normale.

Les expériences m'ont donné alors, comme rapports d'assimilation, des nombres voisins de 0,30.

Robinier (*Robinia pseudo-Acacia*). — On rencontre souvent sur les Robiniers (*Robinia pseudo-Acacia*), et notamment sur ceux qui sont jeunes, des rameaux entiers dont les feuilles sont chlorotiques, alors que tous les autres rameaux de même âge sont parfaitement verts. Ici, ce n'était certainement pas le calcaire qui engendrait la maladie, puisque ces Robiniers croissaient sur les sables de Fontainebleau.

Comme toujours, les folioles chlorotiques avaient leur tissu palissadique décoloré, mais le long des nervures il y avait des bandes vertes très foncées et assez larges. Aussi les rapports d'assimilation ont-ils oscillé entre 0,40 et 0,50.

Ailante (*Ailantus glandulosa*). — On rencontre très souvent aussi des rameaux de jeunes Ailantes (*Ailantus glandulosa*) attaqués par la chlorose.

Mais ici le parenchyme en palissade n'est pas dépourvu de matière verte. Il y a des chloroleucites dans toutes les cellules du mésophylle, seulement ils sont peu foncés; le long des nervures aussi se trouvent des lisérés verts. Néanmoins, à l'aspect, les différences de coloration entre les feuilles chlorotiques et les feuilles saines sont aussi grandes que chez le Robinier. Nous retombons alors dans le cas de

végétaux verts appartenant à des variétés ou à des espèces voisines et qui diffèrent entre eux par l'intensité de coloration de leur feuillage. Aussi les rapports d'assimilation se sont élevés jusqu'à 0,80, chiffre souvent trouvé dans les expériences rapportées au chapitre premier (1^{re} partie, Section I).

Conclusions. — La chlorose est une affection qui peut être attribuée à des causes multiples et notamment à un excès de calcaire. Elle se manifeste par une coloration jaunâtre des feuilles due à la disparition de la chlorophylle, et spécialement de celle du tissu palissadique, sauf en général le long des nervures.

L'état chlorotique étant plus ou moins accusé, les feuilles malades se trouvent influencées plus ou moins fortement dans leur fonction chlorophyllienne. Mais des feuilles de Poirier, franchement jaunâtres et présentant par conséquent une chlorose très forte, décomposent encore l'acide carbonique à la lumière; leur énergie assimilatrice est même le $\frac{1}{6}$ ou le $\frac{1}{5}$ de celle des feuilles saines.

Nota. — Les Poiriers chlorotiques dont il vient d'être question étaient réellement dépérissants. Ils ne donnent plus de fruits, et, conservés en place, ils sont condamnés à périr. On en est réduit à les arracher et à les planter dans un autre endroit; on les remplace par des jeunes qui prospèrent bien tout d'abord, tant que leurs racines se trouvent dans la terre rapportée et pauvre en calcaire. Mais au bout d'un certain temps, quand ces racines atteignent le sol qu'on a laissé en place, la chlorose apparaît intense et les arbres doivent subir le sort de leurs devanciers.

Si l'on rapproche, au point de vue de la fonction chlorophyllienne, ces végétaux chlorotiques comme le Poirier, la Vigne, de certains végétaux à feuilles rouges, ou à feuilles panachées, on est frappé de ce fait que les premiers sont dans un état pathologique qui amène presque invariable-

ment la mort au bout d'un temps plus ou moins long, alors que les seconds semblent jouir d'un parfait état de santé; et pourtant ceux-ci ont un feuillage qui n'assimile souvent pas plus énergiquement que celui des autres.

On peut dire que ces arbres rouges ou panachés et qui sont des variétés d'arbres à feuillage vert, sont adaptés maintenant à une assimilation faible et que les Poiriers et la Vigne ne le sont nullement. Mais il n'est pas non plus impossible que les causes qui engendrent la chlorose provoquent dans la biologie des plantes d'autres troubles que ceux qui consistent dans un ralentissement de la fonction chlorophyllienne.

CONCLUSIONS GÉNÉRALES

Le feuillage des végétaux supérieurs présente des colorations infiniment variées. La teinte verte, due à la chlorophylle et qu'on rencontre presque toujours, est plus ou moins foncée suivant les espèces et les variétés ; son intensité dépend surtout de l'épaisseur et de la différenciation du mésophylle, du nombre, des dimensions, de la coloration et de la répartition des chloroleucites, tous facteurs qui ont une influence marquée sur l'énergie assimilatrice.

La coloration verte peut être masquée plus ou moins complètement par une substance soluble dans le suc cellulaire, variant du rouge au bleu et qu'on nomme *anthocyanine* ou *érythrophylle*. De là ces tons rouge brun, rouge carmin, rouge violacé qui sont si recherchés dans l'ornementation des parcs et des jardins.

Des feuilles entières d'un végétal ou des portions de feuilles peuvent être dépourvues de chlorophylle, et alors elles sont dites *panachées*. Certaines Phanérogames mêmes sont totalement dépourvues de matière verte, comme les Champignons.

Le milieu, d'autre part, influe beaucoup sur la structure des plantes et le développement de la chlorophylle et par suite sur la coloration. Aussi des individus d'une même espèce présentent-ils des teintes différentes suivant les conditions dans lesquelles ils ont vécu.

Mes recherches ont eu précisément pour objet de faire connaître l'intensité avec laquelle l'acide carbonique est décomposé chez les plantes qui présentent les colorations si diverses que je viens de rappeler ; je reproduis ici, dans l'ordre même de mon travail, les différentes conclusions auxquelles je suis arrivé.

COLORATIONS INHÉRENTES A LA NATURE DES PLANTES

I. — Plantes ni parasites ni saprophytes.

1° *Plantes vertes.*

Un grand nombre de plantes vertes appartenant à des variétés ou à des espèces voisines, et développées dans les mêmes conditions de milieu, diffèrent entre elles par l'intensité de coloration de leur feuillage.

Or, si très souvent les feuilles d'un vert foncé ont une énergie assimilatrice supérieure à celle des feuilles d'un vert pâle (*Céréales, Laitues et Romaines, Bégonia, Fuchsia*), il arrive aussi que des feuilles ayant la même teinte verte assimilent différemment (*Fuchsia*), et que des feuilles d'un vert pâle assimilent autant et même plus que celles d'un vert foncé (*Pêcher, Prunier, Canna, Chrysanthème, Troène*).

Aussi, les rapports d'assimilation de deux variétés voisines et qui sont exprimés par le quotient obtenu en divisant l'énergie assimilatrice (1) des feuilles de la variété foncée par celle des feuilles de la variété pâle, ont-ils pu être égaux à 1, et même quelquefois à 1,15 ; en général, cependant, ils ont été compris entre 0,60 et 0,90.

Ces rapports, qui peuvent être inférieurs ou supérieurs à l'unité, s'expliquent néanmoins en tenant compte de l'épaisseur du mésophylle, de sa structure et en particulier du développement du tissu palissadique, de la dimension et de la teinte des chloroleucites, lesquels sont tous des facteurs dont les variations diverses ont sur la coloration verte des feuilles et sur l'énergie assimilatrice des effets tantôt concordants, tantôt opposés. En ce qui concerne la décomposition de l'acide carbonique, ces effets ont une résultante que l'expérience seule peut faire connaître dans son sens et sa grandeur.

Toutefois, cette résultante semble dans quelques cas en

(1) Je rappelle que l'énergie assimilatrice d'une feuille est mesurée par la quantité d'oxygène dégagé en un temps donné par unité de surface.

contradiction avec les données déduites de l'anatomie (*Pêcher, Prunier, Spirée*, etc.). Il y a donc en dehors des variations de la structure et de la quantité de matière verte d'autres causes dont il sera parlé plus loin et qui influent sur l'énergie assimilatrice.

2° *Plantes colorées autrement qu'en vert.*

Plantes rouges. — Parmi les plantes dont le feuillage est coloré en rouge, les unes ont une énergie assimilatrice inférieure à celle des mêmes espèces vertes dont elles ne sont que des variétés (*Betterave rouge, Coudrier pourpre, Prunus Pissardi, Sycomore pourpre, Canna, Arum et Pelargonium* à feuilles maculées).

Assez souvent l'énergie assimilatrice des feuilles rouges se trouve comprise entre la moitié et les trois quarts de celle des feuilles vertes. Dans le *Prunus Pissardi* comparé au *Prunus Myrobolana*, le rapport s'abaisse à un quart en été et chez certains *Coleus* à un sixième et même à un septième.

Parfois, la raison de cette infériorité tient à une épaisseur moindre du mésophylle; mais, d'une manière générale, il faut la chercher dans la plus faible coloration verte des chloroleucites, par conséquent dans la pauvreté de la feuille en chlorophylle.

Par contre, d'autres plantes comme l'*Arroche rouge*, le *Hêtre* et l'*Epine-Vinette pourpres* (les deux premières ayant de la matière rouge dans l'épiderme seulement et la troisième dans l'assise palissadique), ont une énergie assimilatrice égale à celle des plantes vertes de la même espèce. Mais l'épaisseur des feuilles est la même et les cellules sont aussi riches en chlorophylle.

Dans ce dernier cas, on voit que la substance rouge n'a exercé aucune action nuisible sur le verdissement et sur l'assimilation. Il est donc vraisemblable d'admettre, et l'expérience le prouve, que chez les autres plantes rouges qui

renferment davantage d'anthocyanine, cette action n'est pas importante et que les différences d'assimilation avec les plantes vertes tiennent en grande partie soit à la plus faible épaisseur des feuilles, soit à la richesse moindre des cellules en chlorophylle.

D'ailleurs, l'examen du spectre d'absorption de l'anthocyanine qui est sensiblement complémentaire de celui de la chlorophylle, *ainsi que mes expériences* exécutées sur la substance rouge, montrent que celle-ci ne peut exercer dans les feuilles qu'une action nulle sur le verdissement, et assez faible sur la décomposition de l'acide carbonique.

Les feuilles qui rougissent à l'automne avant de tomber, comme la *Vigne-vierge*, dégagent de l'acide carbonique à la lumière peu de temps après que la coloration rouge apparaît; l'assimilation n'est pas nulle pour cela, mais elle est masquée par la respiration. Les chloroleucites déjà un peu attaqués perdent ensuite complètement leur matière verte et se désorganisent; l'anthocyanine envahit presque toutes les cellules, et les feuilles prennent alors une belle teinte d'un rouge éclatant; elles respirent encore, puis se flétrissent et meurent.

Les feuilles de *Vigne*, qui normalement ne rougissent pas, prennent cependant parfois en août ou septembre une teinte analogue à celle de la plante précédente. Leur tissu palissadique est tout d'abord envahi par l'anthocyanine, et les chloroleucites perdent une partie de leur matière verte, ce qui affaiblit l'énergie assimilatrice (dans la proportion d'un demi à un tiers environ); puis, les parties rouges finissent par subir au bout d'un temps variable le même sort que les feuilles de la *Vigne-vierge*. Cette affection, connue sous le nom de « Rougeot », consiste donc en réalité dans un phénomène de rougissement automnal apparu accidentellement et prématurément sous l'influence de certaines conditions météoriques chez une plante où il ne se produit pas d'habitude.

Chez les feuilles persistantes comme celles du *Mahonia*,

quand l'anthocyanine apparaît dans les cellules palissadiques, les chloroleucites prennent une teinte verte moins foncée et l'énergie assimilatrice diminue (dans une proportion d'un tiers environ). Si les feuilles sont âgées, elles finissent par perdre toute leur chlorophylle, rougissent complètement et périssent; dans le cas contraire, elles redeviennent vertes au printemps et continuent à fonctionner.

Enfin, chez les *Conifères* et le *Buis*, les feuilles qui ont bruni pendant l'hiver par suite de l'altération de la chlorophylle, et non par formation d'anthocyanine, cessent de dégager de l'oxygène à la lumière; mais, quand la température redevient favorable, elles reverdissent et la fonction assimilatrice se manifeste à nouveau.

Plantes panachées. — Les feuilles panachées dites *dorées* (*Sambucus*, *Negundo*), riches en xantholeucites comme les feuilles étiolées, ne dégagent pas plus que ces dernières d'oxygène à la lumière. La xanthophylle n'est donc pas douée du pouvoir assimilateur d'une façon appréciable, au moins par les méthodes directes.

Quant aux feuilles *argyrescentes* (*Begonia Rex*, *Lamium maculatum*) qui doivent leur panachure au décollement de l'épiderme, elles ont une énergie assimilatrice égale à celle des feuilles dépourvues de parties argentées.

II. — Plantes parasites ou saprophytes.

Au point de vue de l'assimilation du carbone, les Orchidées terrestres paraissent présenter tous les intermédiaires depuis les espèces vertes qui tirent la plus grande partie sinon la totalité de leur carbone de l'air, et les espèces décolorées comme le *Neottia* qui sont entièrement saprophytes et qui, grâce à leurs mycorhizes, sont capables de puiser le carbone dans les matériaux de l'humus.

Le *Limodorum abortivum*, plante d'aspect violacé, doit être placé, bien qu'il contienne une quantité notable de chlorophylle, au voisinage des saprophytes complets. Par

suite en effet de l'insuffisance du nombre des chloroleucites dans le parenchyme cortical (ceux du cylindre central ne recevant que des radiations lumineuses très affaiblies), et peut-être aussi de la nature spéciale du pigment vert, cette plante décompose peu d'acide carbonique et sa respiration est toujours supérieure à l'assimilation.

Le *Limodorum* se trouve donc à peu près dans le même cas que ces Rhinanthacées, comme l'*Euphrasia officinalis*, qui, malgré leur coloration verte, ne dégagent pas d'oxygène à la lumière, ainsi que l'a démontré M. Bonnier.

COLORATIONS EN RAPPORT AVEC LE MILIEU

1° Action de la lumière.

Bien que la lumière soit en général indispensable au verdissement, il y a des plantes chez lesquelles la chlorophylle peut se former à l'obscurité. Ces plantes, le Pin Pignon par exemple, exposées à la lumière, décomposent l'acide carbonique avec une énergie qui paraît en rapport étroit avec le développement du tissu assimilateur et la quantité de matière verte. Il en résulte que si la chlorophylle qui se forme ainsi à l'obscurité est différente de celle qui prend naissance à la lumière, cette différence n'aurait pas d'influence sensible sur l'assimilation.

L'intensité du verdissement et la structure variant avec la réfrangibilité, la coloration se trouve alors influencée dans des proportions qui peuvent être considérables. (Recherches inédites de M. Teodoresco.) Des plantes qui se développent dans une lumière bleue contenant les radiations de la moitié la plus réfrangible du spectre sont plus vertes que celles qui ne reçoivent que des rayons rouges, ces dernières étant elles-mêmes beaucoup plus foncées que celles qui se développent dans la lumière verte.

Si l'on fait assimiler ces plantes inégalement colorées,

on voit que l'énergie avec laquelle elles décomposent l'acide carbonique concorde parfaitement avec l'intensité et la teinte verte d'une part, avec la structure et la quantité de chlorophylle d'autre part.

2° Action de la chaleur.

La *chaleur*, au moins entre certaines limites, augmente l'épaisseur et la différenciation du mésophylle des feuilles, ainsi que le nombre, les dimensions et la teinte des chloro-leucites (Recherches inédites de M. Bonnier). Toutes ces modifications ont pour effet d'accroître l'intensité de la coloration verte et en même temps l'énergie assimilatrice.

Si l'on expose des plantes pendant tout le cours de leur développement au froid durant la nuit et en plein soleil durant le jour, cette *alternance des températures extrêmes*, ainsi que l'a montré récemment M. Bonnier, provoque l'apparition de caractères propres aux végétaux alpins. La taille est réduite mais les feuilles sont plus épaisses et leur tissu palissadique est plus développé. Comme dans les expériences de M. Bonnier, les feuilles des plantes naines étaient restées, contrairement à ce qui a lieu dans les Alpes, moins vertes que celles des plantes ayant végété constamment dans une étuve froide ou au dehors dans les conditions normales, il s'ensuit que l'énergie assimilatrice n'a pas varié dans le même sens que la coloration. La réduction de la chlorophylle dans les cellules des feuilles chez les plantes naines a été plus que compensée par le développement de tout le mésophylle et spécialement du tissu palissadique; ainsi les feuilles les plus pâles sont précisément celles qui dégagent le plus d'acide carbonique.

3° Action des sels.

Il est établi depuis longtemps que les *nitrites* et les *sels de fer* favorisent la production de la chlorophylle, et par suite

augmentent l'intensité de la coloration verte des plantes. Or cette coloration plus foncée correspond toujours à une énergie assimilatrice plus élevée.

Les *sels de cuivre* ajoutés aux solutions nutritives dans des doses très faibles ($1/20\,000$ à $1/10\,000$), tout en attaquant les racines et en retardant la croissance, augmentent les dimensions et la teinte des chloroleucites et par suite l'intensité de la coloration verte, et, en même temps que celle-ci, l'énergie assimilatrice.

Le *chlorure de sodium*, au contraire, est défavorable à la formation de la chlorophylle, et c'est ce qui donne aux feuilles des plantes du littoral de la mer leur teinte vert jaunâtre ou vert pâle caractéristique. Mais on sait en outre qu'en même temps, l'épaisseur du mésophylle est augmentée et le tissu palissadique plus différencié. Néanmoins, cette modification de structure qui est favorable à la décomposition de l'acide carbonique n'arrive pas à compenser l'action nuisible que produit le sel. L'assimilation reste en effet toujours moindre pour les feuilles d'une plante maritime que pour les feuilles comparables de la même espèce croissant dans l'intérieur des terres.

L'excès de *calcaire*, ainsi que beaucoup d'autres causes d'ailleurs, engendre la *chlorose* chez un certain nombre de plantes. Or des feuilles nettement chlorotiques et qui présentent une teinte jaune décomposent encore, contrairement à ce qu'on aurait pu penser, l'acide carbonique à la lumière ; leur énergie assimilatrice s'est montrée le sixième et même le cinquième de celle des feuilles saines chez le Poirier, et le tiers chez la Vigne. La chlorophylle existait encore dans toute l'épaisseur du mésophylle avoisinant les nervures ; le tissu palissadique, par contre, était complètement décoloré.

RÉSUMÉ. — Les résultats expérimentaux qui précèdent conduisent, comme on le voit, à la connaissance : 1° d'un certain nombre de renseignements précis relatifs à l'assi-

nilation spécifique (variétés ou espèces voisines de plantes vertes parasites ou saprophytes, plantes rouges et panachées); 2° du rôle de *quelques substances colorantes* (anthocyanine, xanthophylle) dans l'assimilation; 3° de l'influence de diverses *conditions de milieu* se rapportant à la lumière, à la température et aux sels, sur la coloration et la structure des plantes, et par suite sur l'*énergie assimilatrice*.

En outre, on peut dégager de ces résultats deux conséquences importantes :

1° L'*énergie assimilatrice* considérée chez les Phanérogames dans ses rapports avec les substances colorantes paraît ne dépendre exclusivement que des chlorophylles contenues dans les organes assimilateurs, quelle que soit d'ailleurs la couleur de ces derniers; de plus, si cette couleur est verte, ce qui est le cas normal, il n'y a pas de relation directe et nécessaire entre son intensité et l'activité avec laquelle l'acide carbonique est décomposé.

Quand le milieu modifie la teinte verte, les variations observées dans l'intensité de la fonction chlorophyllienne s'expliquent assez bien en tenant compte de la structure et du développement du mésophylle et *particulièrement du tissu palissadique*, ainsi que des dimensions, de la coloration, du nombre et de la répartition des chloroleucites; mais il peut en être autrement quand le degré de la nuance verte tient à la nature même des plantes. Il arrive parfois, en effet, que les résultats expérimentaux sont en contradiction avec les déductions tirées de l'anatomie, d'où la nécessité d'invoquer d'*autres facteurs* qui pourraient eux aussi faire varier l'assimilation.

Quels sont ces facteurs? Peut-être la nature même des chlorophylles, la multiplicité de ces dernières ne faisant plus de doute depuis les travaux de MM. Armand Gautier et Etard; peut-être aussi et surtout l'activité propre de la matière vivante des leucites verts considérée dans ses rapports avec la décomposition de l'acide carbonique.

2° On s'exposerait le plus souvent à de graves erreurs si

l'on voulait, à l'aide des données anatomiques seules, *prévoir* l'intensité des fonctions physiologiques et spécialement celle de la résultante de deux fonctions opposées, comme la respiration et l'assimilation chlorophyllienne.

C'est à l'expérience qu'il faut s'adresser pour connaître avec certitude cette résultante; encore faut-il que, dans ce cas, la méthode employée porte sur la *mesure des échanges d'acide carbonique et d'oxygène* entre la plante et l'atmosphère ambiante. La méthode qui repose sur l'*évaluation des quantités d'amidon* formé à la lumière ne présente, comme on l'a vu, aucune garantie d'exactitude; elle a conduit différents expérimentateurs à formuler au sujet de l'énergie assimilatrice des plantes rouges, des plantes vivant dans les terrains salés et des plantes chlorotiques, des conclusions qui s'écartent notablement de celles auxquelles je suis arrivé par la comparaison des échanges gazeux. Il faut remarquer, en effet, que les hydrates de carbone provenant de l'assimilation chlorophyllienne ne se transforment pas nécessairement dans leur totalité en grains d'amidon, comme le croyait Sachs (1); la production de ces derniers, comparable en quelque sorte à celle des cristaux dans une solution saturée, fait que la quantité d'amidon sous forme de grains produite en un temps donné dans deux feuilles différentes n'est pas forcément proportionnelle à la quantité d'acide carbonique décomposé qui, elle, sert par définition à mesurer l'énergie assimilatrice.

Ce travail a été fait au Laboratoire de Biologie végétale de Fontainebleau, dirigé par M. Gaston Bonnier, à qui je témoigne ici toute ma reconnaissance pour les excellents conseils et les nombreux encouragements qu'il n'a cessé de me prodiguer.

J'adresse aussi mes plus sincères remerciements à M. Léon Dufour, Directeur adjoint, pour les précieux renseignements qu'il m'a donnés au cours de ces recherches.

(1) Duclaux, *loc. cit.*

EXPLICATION DES PLANCHES

RENSEIGNEMENTS COMMUNS AUX PLANCHES

<i>ep. s.</i> , épiderme supérieur.		<i>ep. i.</i> , épiderme inférieur.
<i>p. pa.</i> , parenchyme en palissade.		<i>p. co.</i> , parenchyme cortical.
<i>p. s.</i> , parenchyme spongieux.		

Les chloroleucites ne sont représentés dans toute l'épaisseur du parenchyme que dans une ou deux rangées de cellules seulement.

Les figures 1, 2, 3, 4, 6, 7, 11 ont été dessinées à un grossissement de 250 diamètres.

La figure 5 est une figure schématique.

Pour les figures 8, 9 et 10 le grossissement est de 350.

PLANCHE I

- Fig. 1. — Coupe transversale d'une feuille de *Blé de Noé*.
 Fig. 2. — — — — — *Blé Suisse*.
 Fig. 3. — — — — — *Chrysanthème* à teinte foncée.
 Fig. 4. — — — — — — à teinte pâle.

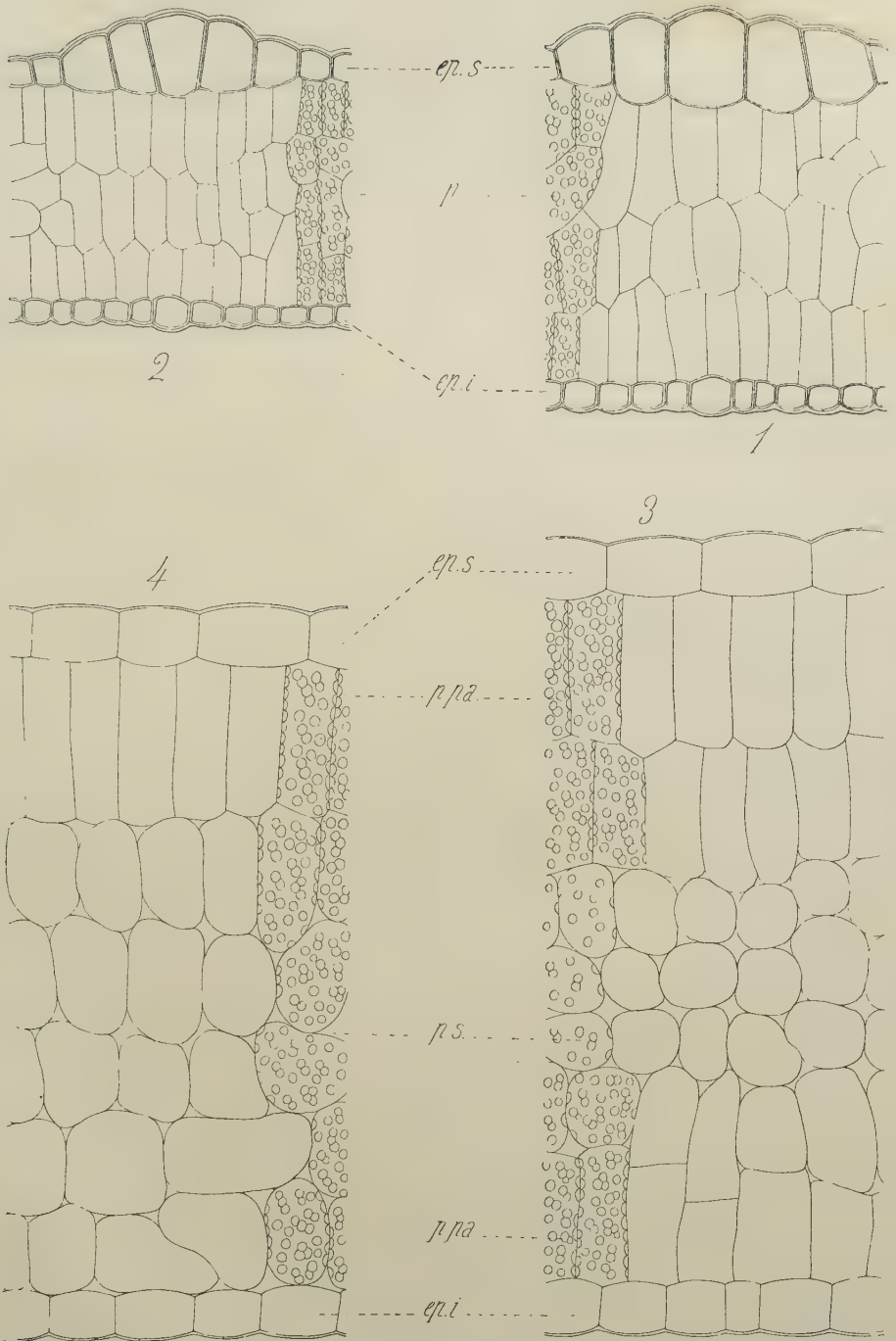
PLANCHE II

- Fig. 5. Coupe transversale schématique d'une feuille de *Pêcher* (var. *Béti Robin*). — *pl*, plages de parenchyme à teinte pâle; *f*, faisceaux libéro-ligneux.
 Fig. 6. — Coupe transversale de l'écorce du *Limodorum abortivum*.
 Fig. 7. — — — — — de l'*Epipactis latifolia*.
 Fig. 8. — Coupe transversale d'une feuille de *Teucrium Scorodonia*, la plante s'étant développée à des températures extrêmes et alternes.
 Fig. 9. — Même coupe, la plante s'étant développée dehors.
 Fig. 10. — Même coupe, la plante s'étant développée dans une étuve froide.
 Fig. 11. — Cellules palissadiques d'une feuille de *Faba* (a, culture dans le Knop normal; b, culture dans le Knop contenant du cuivre).

PLANCHES III ET IV

- 1a. Feuille de *Pêcher* (var. *Valdy*).
 1b. — — — — — (var. *Béti Robin*).

- 2a. Feuille de Poirier non chlorotique.
2b. — chlorotique.
3. Feuille de Sureau doré.
4. — de Négondo doré.
5a. Pin Pignon ayant verdi à la lumière.
5b. — ayant verdi à l'obscurité.
6a. Plant de Maïs ayant verdi dans la lumière blanche.
6b. — — derrière une cuvette remplie d'une solution
d'anthocyanine.
7a. Feuille de *Plantago major* (le pied provenant de l'intérieur des
terres).
7b. Feuille de *Plantago major* (le pied provenant du littoral).
8a. Feuille de *Stachys silvatica* (le pied s'étant développé dans l'armoire
chaude).
8b. Feuille de *Stachys silvatica* (le pied s'étant développé dans l'armoire
froide).
9a. Feuille de *Teucrium Scorodonia* (le pied provenant du dehors).
9b. — — (le pied provenant de l'étuve froide).
9c. — — (le pied ayant été soumis aux condi-
tions alternes de température).
10a. Feuille de *Faba vulgaris* (le pied s'étant développé dans la lumière
rouge).
10b. Feuille de *Faba vulgaris* (le pied s'étant développé dans la lumière
bleue).
10c. Feuille de *Faba vulgaris* (le pied s'étant développé dans la lumière
verte).

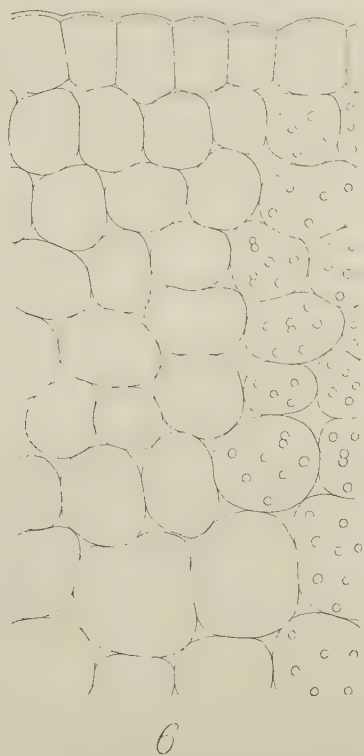


Ed. Griffon del.

Masson et Cie, édit.

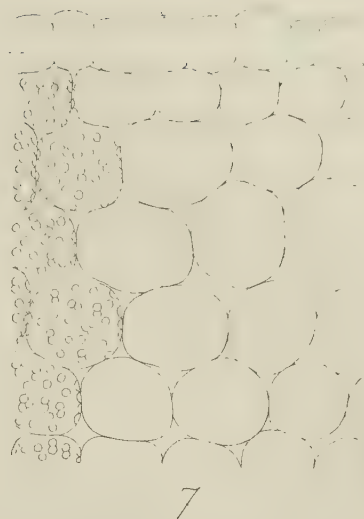
Blé de Noé (1). Blé Suisse (2). Chrysanthème à feuilles foncées (3).

Chrysanthème à feuilles pâles (4).

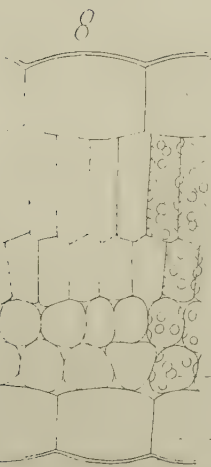
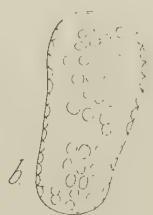


ep

pl



11



ep s

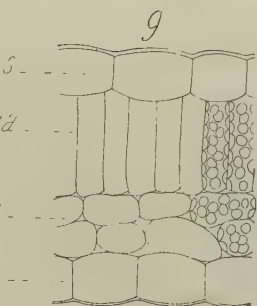
l

ep l

pl

pl'

5

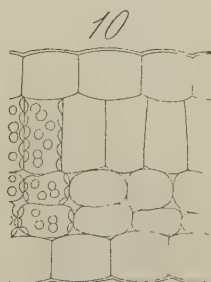


ep s

pl pl'

pl s

ep l



Ed. Griffon del.

Masson et Cie, édit.

Pêcher (5). *Limodorum* (6). *Epipactis* (7). *Teucrium* (8, temp. alt. — 9, dehors. — 10, froid).
Faba (11. a, sans cuivre; b, avec cuivre).



1a



1b



2a



5a



5b



7a

J. Poinso, del.

Masso

Feuilles de
Pêcher (1a, 1b); Poirier (2a, 2b); Sureau (3a, 3b);
Plantain (7a, 7b); Epiaire (8a, 8b); C...

imp.



Editeurs.

Bénard, sc.

érentes teintes.

onde (4); Pin Pignon (15 a, 5 b); Maïs (6 a, 6 b);
indrée (9 a, 9 b, 9 c); Fève (10 a, 10 b, 10 c);

TABLE DES MATIÈRES

	Pages
INTRODUCTION	1
PREMIÈRE PARTIE	
Colorations inhérentes à la nature des plantes.	
SECTION I. — Plantes ni parasites ni saprophytes.	
CHAPITRE I. — Plantes à feuillage coloré en vert.....	11
CHAPITRE II. — Plantes à feuillage coloré autrement qu'en vert.....	24
Plantes rouges. {	
a. La substance rouge.....	24
b. Influence de la substance rouge sur le verdissement et la décomposition de l'acide carbonique.....	31
c. L'énergie assimilatrice des plantes rouges...	36
d. Rougissement printanier et automnal.....	50
e. Remarques sur la signification biologique de la substance rouge...	57
Plantes panachées	61
SECTION II. — CHAPITRE I. — Plantes saprophytes et parasites.....	68
a. L'assimilation chlorophyllienne chez les Orchidées terrestres et en particulier chez le <i>Limodorum abortivum</i>	71
DEUXIÈME PARTIE	
Colorations en rapport avec le milieu.	
CHAPITRE I. — Action de la lumière.	
a. Formation de la chlorophylle à l'obscurité.	77
b. L'assimilation chlorophyllienne chez les plantes qui ont verdi à l'obscurité.....	80
c. L'assimilation chlorophyllienne chez les plantes qui ont crû dans des lumières inégalement réfrangibles.....	84
CHAPITRE II. — Action de la chaleur.	
a. L'énergie assimilatrice des plantes qui se sont développées à des températures différentes.....	87
b. L'énergie assimilatrice des plantes qui ont été soumises dans le cours de leur développement à l'alternance des températures extrêmes.....	89
CHAPITRE III. — Action des sels.	
a. Nitrates.....	94
b. Sels de fer.....	96
c. Sels de cuivre.....	98
d. Chlorure de sodium. L'assimilation chez les plantes du littoral.....	101
e. Calcaire. L'assimilation chez les plantes chlorotiques.....	107
CONCLUSIONS GÉNÉRALES.....	112

DEUXIÈME THÈSE

PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ

ZOOLOGIE. — LES TRÉMATODES : ORGANISATION, REPRODUCTION, DÉVELOPPEMENT, CLASSIFICATION, AFFINITÉS ZOOLOGIQUES.

GÉOLOGIE. — RELATIONS ENTRE LE TRIAS DES VOSGES ET LE TRIAS DU MORVAN.

Vu et approuvé : Paris, le 17 avril 1899.

Le Doyen de la Faculté des Sciences,

G. DARBOUX.

Vu et permis d'imprimer,

Le Vice-Recteur de l'Académie de Paris,

GRÉARD.

